Postverlagsort Berlin

ZEITSCHRIFT
FÜR
VERGLEICHENDE PHYSIOLOGIE

BEGRÜNDET VON

K. v. FRISCH UND A. KÜHN

HERAUSGEGEBEN VON

H. AUTRUM MÜNCHEN
K. v. FRISCH MÜNCHEN
H. H. WEBER HEIDELBERG

44. BAND, 5. HEFT

MIT 34 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 6. JUNI 1961)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1961

Z. vergl. Physiol.

Preis DM 29.80

Zeitschrift für vergleichende Physiologie

Begründet 1924 von K. von Frisch und A. Kühn. Band 1—29 (1934) unter dem Titel: „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abt. C: Zeitschrift für vergleichende Physiologie. Berlin, Springer.

Die **„Zeitschrift für vergleichende Physiologie"** steht offen Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der allgemeinen Physiologie und speziellen Tierphysiologie, soweit die Ergebnisse als Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie gewertet werden können.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung rascher Veröffentlichung nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos, in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Die Arbeiten können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache abgefaßt sein.

Manuskripte nehmen entgegen:

Professor Dr. H. Autrum, München 2, Zoologisches Institut der Universität, Luisenstr. 14,

Professor Dr. K. von Frisch, München 9, Über der Klause 10,

Professor Dr. H. H. Weber, Institut für Physiologie im Max-Planck-Institut für Med. Forschung, Heidelberg, Jahnstraße 29.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit.

Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind. Der Autor verpflichtet sich, sie auch nachträglich nicht an anderer Stelle zu publizieren. Mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag geht das Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder einschließlich des Rechts der fotomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung an den Verlag über. Jedoch wird gewerblichen Unternehmen für den innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V. und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens die Anfertigung einer fotomechanischen Vervielfältigung gestattet. Wenn für diese Zeitschrift kein Pauschalabkommen mit dem Verlag vereinbart worden ist, ist eine Wertmarke im Betrage von DM 0.30 pro Seite zu verwenden. *Der Verlag läßt diese Beträge den Autorenverbänden zufließen.*

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit zusammen 40 Sonderdrucke unentgeltlich.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Im Interesse der unbedingt gebotenen Sparsamkeit wollen die Herren Verfasser auf knappste Fassung ihrer Arbeiten und Beschränkung des Abbildungsmaterials auf das unbedingt erforderliche Maß bedacht sein.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Springer-Verlag

Heidelberg
Neuenheimer Landstraße 28—30
Fernsprecher 27901 · Fernschreiber 04-61723

Berlin-Wilmersdorf
Heidelberger Platz 3
Fernsprecher 830301 · Fernschreiber 01-83319

---

44. Band

Inhaltsverzeichnis

5. Heft

Seite

PRECHT, H., Beiträge zur Temperaturadaptation des Aales (*Anguilla vulgaris* L.). I. Mit 6 Textabbildungen 451

KNÜLLE, W., Die Luftfeuchte-Unterschiedsempfindlichkeit der Mehlmilbe (*Acarus siro* L.). Mit 3 Textabbildungen 463

KRISHNAKUMARAN, A., A comparative study of the arachnid cuticle. II. Chemical nature 478

ALBRECHT, G., Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung einiger Insektenfette. Mit 6 Textabbildungen 487

NACHTIGALL, W., Zur Lokomotionsmechanik schwimmender Dipterenlarven. I. Mitteilung. Schwimmen ohne Ruderorgane. Ceratopogoniden und Chironomiden. Mit 11 Textabbildungen. 509

HAMDORF, K., Die Beeinflussung der Embryonal- und Larvalentwicklung der Regenbogenforelle (*Salmo irideus* GIBB.) durch die Umweltfaktoren O_2-Partialdruck und Temperatur. Mit 6 Textabbildungen. 523

KOLB, A., Sinnesleistungen einheimischer Fledermäuse bei der Nahrungssuche und Nahrungsauswahl auf dem Boden und in der Luft. Mit 2 Textabbildungen 550

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 44, 451—462 (1961)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Kiel,
Abteilung für vergleichende Physiologie und Tierpsychologie

BEITRÄGE ZUR TEMPERATURADAPTATION DES AALES (*ANGUILLA VULGARIS* L.). I

Von

H. PRECHT

Mit 6 Textabbildungen

(Eingegangen am 2. Februar 1961)

Der Sauerstoffverbrauch des Aales zeigt wie der vieler anderer Fische im normalen Temperaturbereich eine Temperaturadaptation im Sinne einer partiellen Kompensation (Typ 3, vgl. PRECHT 1951, 1958, 1960, CARLSEN 1953). Dieser Befund konnte inzwischen von Prof. J. N. R. GRAINGER (Dublin) bestätigt werden. Anläßlich von dessen Aufenthalt in Kiel haben wir damit begonnen, die Temperaturadaptation dieses Fisches nach einem gemeinsamen Programm noch eingehender als bisher zu untersuchen.

Der Sauerstoffverbrauch des Muskelgewebes (vom Vorderende des Aales) zeigt eine gleichgerichtete, aber merklich geringere Leistungsadaptation als die Ganztieratmung; eine stärkere Anpassung weist die Succinodehydrogenaseaktivität dieses Gewebes auf (PRECHT 1951, 1958). Es erhebt sich die Frage, ob die Temperaturanpassung des Gewebes die Folge einer übergeordneten hormonalen Regulation ist, oder ob sie auch durch eine direkte Temperaturwirkung auf die Zellen hervorgerufen werden kann. KNOX u. Mitarb. (1956) berichten über viele Fälle, in denen eine Hormonbehandlung oder ein Defizit eines Hormons die Aktivität von Zellfermenten beeinflußt (vgl. auch PRECHT 1960). Andererseits zeigen auch viele Mikroorganismen eine Leistungsadaptation ihres Stoffwechsels, obwohl hier natürlich übergeordnete Faktoren wie Hormone entfallen und nur der direkte Temperatureinfluß auf die Zellen bleibt (vgl. PRECHT, CHRISTOPHERSEN u. HENSEL 1955).

Die Fähigkeit zur Leistungsadaptation der Zellen von Metazoen könnte am besten an Gewebekulturen nachgewiesen werden; derartige Untersuchungen führen wir zur Zeit durch. Hier sei über einen anderen Weg zur Erforschung dieses Problems berichtet. Wir hielten Aale vor den Versuchen nicht nur bei einheitlichen Temperaturen, sondern wir haben auch den Einfluß einer unterschiedlichen Vorbehandlung des Vorder- und Hinterkörpers des Tieres untersucht. Die Fische befanden sich für mehrere Tage in Röhren, in die das unterschiedlich temperierte,

Zeitschrift für vergleichende Physiologie

Begründet 1924 von K. von Frisch und A. Kühn. Band 1—29 (1934) unter dem Titel: „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abt. C: Zeitschrift für vergleichende Physiologie. Berlin, Springer.

Die **„Zeitschrift für vergleichende Physiologie"** steht offen Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der allgemeinen Physiologie und speziellen Tierphysiologie, soweit die Ergebnisse als Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie gewertet werden können.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung rascher Veröffentlichung nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos, in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Die Arbeiten können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache abgefaßt sein.

Manuskripte nehmen entgegen:

Professor Dr. H. Autrum, München 2, Zoologisches Institut der Universität, Luisenstr. 14,

Professor Dr. K. von Frisch, München 9, Über der Klause 10,

Professor Dr. H. H. Weber, Institut für Physiologie im Max-Planck-Institut für Med. Forschung, Heidelberg, Jahnstraße 29.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit.

Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind. Der Autor verpflichtet sich, sie auch nachträglich nicht an anderer Stelle zu publizieren. Mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag geht das Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder einschließlich des Rechts der fotomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung an den Verlag über. Jedoch wird gewerblichen Unternehmen für den innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V. und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens die Anfertigung einer fotomechanischen Vervielfältigung gestattet. Wenn für diese Zeitschrift kein Pauschalabkommen mit dem Verlag vereinbart worden ist, ist eine Wertmarke im Betrage von DM 0.30 pro Seite zu verwenden. *Der Verlag läßt diese Beträge den Autorenverbänden zufließen.*

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit zusammen 40 Sonderdrucke unentgeltlich.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Im Interesse der unbedingt gebotenen Sparsamkeit wollen die Herren Verfasser auf knappste Fassung ihrer Arbeiten und Beschränkung des Abbildungsmaterials auf das unbedingt erforderliche Maß bedacht sein.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Springer-Verlag

Heidelberg
Neuenheimer Landstraße 28—30
Fernsprecher 27901 · Fernschreiber 04-61723

Berlin-Wilmersdorf
Heidelberger Platz 3
Fernsprecher 830301 · Fernschreiber 01-83319

---

44. Band — **Inhaltsverzeichnis** — 5. Heft

Seite

Precht, H., Beiträge zur Temperaturadaptation des Aales (*Anguilla vulgaris* L.). I. Mit 6 Textabbildungen 451

Knülle, W., Die Luftfeuchte-Unterschiedsempfindlichkeit der Mehlmilbe (*Acarus siro* L.). Mit 3 Textabbildungen 463

Krishnakumaran, A., A comparative study of the arachnid cuticle. II. Chemical nature 478

Albrecht, G., Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung einiger Insektenfette. Mit 6 Textabbildungen 487

Nachtigall, W., Zur Lokomotionsmechanik schwimmender Dipterenlarven. I. Mitteilung. Schwimmen ohne Ruderorgane. Ceratopogoniden und Chironomiden. Mit 11 Textabbildungen. 509

Hamdorf, K., Die Beeinflussung der Embryonal- und Larvalentwicklung der Regenbogenforelle (*Salmo irideus* Gibb.) durch die Umweltfaktoren O_2-Partialdruck und Temperatur. Mit 6 Textabbildungen. 523

Kolb, A., Sinnesleistungen einheimischer Fledermäuse bei der Nahrungssuche und Nahrungsauswahl auf dem Boden und in der Luft. Mit 2 Textabbildungen 550

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 44, 451—462 (1961)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Kiel,
Abteilung für vergleichende Physiologie und Tierpsychologie

BEITRÄGE ZUR TEMPERATURADAPTATION DES AALES (*ANGUILLA VULGARIS* L.). I

Von

H. PRECHT

Mit 6 Textabbildungen

(Eingegangen am 2. Februar 1961)

Der Sauerstoffverbrauch des Aales zeigt wie der vieler anderer Fische im normalen Temperaturbereich eine Temperaturadaptation im Sinne einer partiellen Kompensation (Typ 3, vgl. PRECHT 1951, 1958, 1960, CARLSEN 1953). Dieser Befund konnte inzwischen von Prof. J. N. R. GRAINGER (Dublin) bestätigt werden. Anläßlich von dessen Aufenthalt in Kiel haben wir damit begonnen, die Temperaturadaptation dieses Fisches nach einem gemeinsamen Programm noch eingehender als bisher zu untersuchen.

Der Sauerstoffverbrauch des Muskelgewebes (vom Vorderende des Aales) zeigt eine gleichgerichtete, aber merklich geringere Leistungsadaptation als die Ganztieratmung; eine stärkere Anpassung weist die Succinodehydrogenaseaktivität dieses Gewebes auf (PRECHT 1951, 1958). Es erhebt sich die Frage, ob die Temperaturanpassung des Gewebes die Folge einer übergeordneten hormonalen Regulation ist, oder ob sie auch durch eine direkte Temperaturwirkung auf die Zellen hervorgerufen werden kann. KNOX u. Mitarb. (1956) berichten über viele Fälle, in denen eine Hormonbehandlung oder ein Defizit eines Hormons die Aktivität von Zellfermenten beeinflußt (vgl. auch PRECHT 1960). Andererseits zeigen auch viele Mikroorganismen eine Leistungsadaptation ihres Stoffwechsels, obwohl hier natürlich übergeordnete Faktoren wie Hormone entfallen und nur der direkte Temperatureinfluß auf die Zellen bleibt (vgl. PRECHT, CHRISTOPHERSEN u. HENSEL 1955).

Die Fähigkeit zur Leistungsadaptation der Zellen von Metazoen könnte am besten an Gewebekulturen nachgewiesen werden; derartige Untersuchungen führen wir zur Zeit durch. Hier sei über einen anderen Weg zur Erforschung dieses Problems berichtet. Wir hielten Aale vor den Versuchen nicht nur bei einheitlichen Temperaturen, sondern wir haben auch den Einfluß einer unterschiedlichen Vorbehandlung des Vorder- und Hinterkörpers des Tieres untersucht. Die Fische befanden sich für mehrere Tage in Röhren, in die das unterschiedlich temperierte,

stets sauerstoffreiche Wasser von vorn und hinten einfloß (Abb. 1). Zentralnervöse Einflüsse und die Menge der den Stoffwechsel beeinflussenden Hormone sind trotz der verschiedenen Temperaturen des Vorder- und Hinterkörpers für den ganzen Aal gleich. Wenn das Verhältnis der Zellstoffwechselintensitäten von beiden Körperenden durch die unterschiedliche Vorbehandlung dennoch geändert wird, so bedeutet dies, daß übergeordnete Faktoren nicht bzw. nicht allein für die Abhängigkeit des Gewebsstoffwechsels von der Adaptationstemperatur entscheidend sind. Der Nachweis eines direkten Einflusses der Temperatur auf das Gewebe bedeutet aber andererseits noch nicht unbedingt, daß

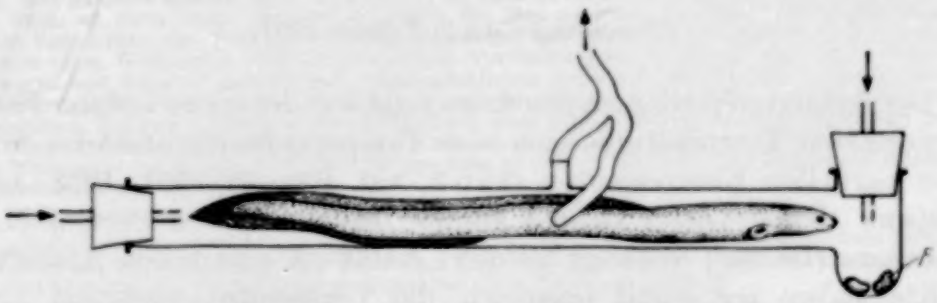

Abb. 1. Röhren zur Vorbehandlung der Aale und Messung des Sauerstoffverbrauchs der Ganztiere. *F* = Futter (während der Vorbehandlung)

überhaupt keine Hormonwirkung auf den Zellstoffwechsel im Spiele ist, weil durch unterschiedliche Temperaturkoeffizienten des Stoffwechsels einerseits und einer Hormoneinwirkung auf diesen andererseits wieder verschiedene Effekte resultieren können. Diese spezielle Frage soll demnächst untersucht werden.

Ferner ist zu prüfen, inwieweit der Blutkreislauf einen Temperaturausgleich herbeiführt. Auch der Sauerstoffverbrauch von Ganztieren, deren Vorder- und Hinterkörper für eine längere Zeit unterschiedlichen Temperaturen ausgesetzt waren, ist untersucht worden.

Es wurden Apparate benutzt, welche die Deutsche Forschungsgemeinschaft zur Verfügung stellte; Frl. L. Wilke danke ich für ihre Hilfe.

Material und Methoden

Die Aale stammten aus der Kieler Förde oder dem Nord-Ostsee-Kanal. Sie wurden vor den Versuchen für längere Zeit in mit Leitungswasser durchströmten Becken gehalten und mit Fischabfällen und Regenwürmern gefüttert.

Die Bestimmung des *Sauerstoffverbrauchs der Ganztiere* erfolgte auch in den Aufbewahrungsröhren (Abb. 1) bei vorn ein- und hinten ausströmendem Wasser; der Abluß für die Zeit der Vorbehandlung wurde während der Messungen verschlossen. Die ganze Röhre befand sich in einem Wasserbad. Die Versuchstemperatur betrug stets (einheitlich für den ganzen Aal) 18°; die Unterschiede beziehen sich also nur auf die Vorbehandlung der Tiere; *die Versuchsbedingungen waren stets gleich.* Der Sauerstoffverbrauch konnte mit Hilfe einer Silberoxyd-

Platin-Elektrode und eines Fallbügelschreibers permanent registriert werden. Herrn Dr. KANWISHER (Woods Hole, Mass.) danke ich für die Einweisung in die von ihm verbesserte Methode (KANWISHER 1959), deren Eichung mit Hilfe von Winkler-Analysen erfolgte (vgl. KRÜGER 1961). Die bei den Versuchen dunkel gehaltenen Aale verhielten sich während der stundenlangen Messungen relativ ruhig. Die

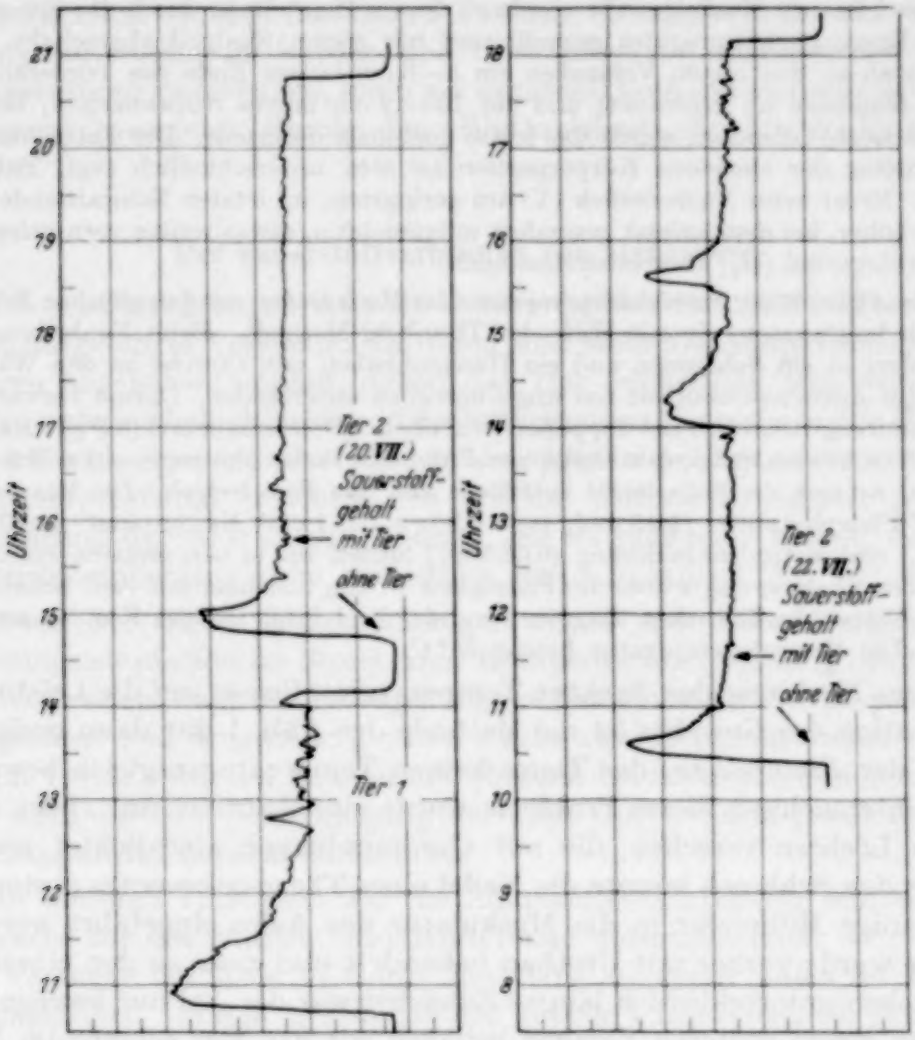

Abb. 2. Registrierungen des Punktschreibers bei den Versuchen der Tabelle 1. Vorschub des Papiers: 2 cm/Std

Überführung der Aufbewahrungsröhren mit den Aalen in das Wasserbad der Versuchsapparatur verursachte stets durch die Störung der Tiere einen anfänglichen Mehrverbrauch an Sauerstoff. Eine permanente Registrierung mit Hilfe eines Punktschreibers ist natürlich zur Erfassung des Ruhestoffwechsels jeder Methode überlegen, bei der nur in gewissen Abständen Proben entnommen werden. Es wurden nur länger eingehaltene, niedrige Werte zur Berechnung des Sauerstoffverbrauchs verwandt. Eine Erhöhung der Konstanz der Meßwerte war auch dadurch gegeben, daß zu den einzelnen Versuchsserien stets dieselben Tiere benutzt wurden. Abb. 2 gibt zwei Registrierungen des Punktschreibers wieder; es handelt

sich um die Tiere der Tabelle 1 (links: Messung am 20. 7., rechts: Messung am 22. 7.)[1].

Die Bestimmung des *Sauerstoffverbrauchs des Muskelgewebes* erfolgte mit Hilfe eines Warburg-Apparates (Versuchstemperatur 25°). In die Tröge gelangten: 2 cm³ Glucoselösung (1/10 mol), 1 cm³ Na-Succinatlösung (1/10 mol) und (außer der Natronlauge im Ansatzstutzen) etwa 0,4 g Schabebrei. Das mit einer Schere grob zerkleinerte Muskelgewebe wurde zu dessen Herstellung durch das Scherblatt eines Braun-Rasierapparates gepreßt und mit einem Skalpell abgeschabt. Wir benutzten zu den ersten Versuchen ein 5—6 cm langes Ende des Vorderkörpers (vom Kopfende ab gerechnet) und ein 10—12 cm langes Schwanzende; bei abschließenden Versuchen wurde das letzte nochmals unterteilt. Der Fettgehalt der Muskulatur der einzelnen Körperpartien ist sehr unterschiedlich (vgl. Thurow 1957). Er ist beim Nackenstück (V) am geringsten, im letzten Schwanzende (H_2) etwas höher, bei dem zuletzt gesondert untersuchten, etwas weiter vorn gelegenen Hinterkörperteil (H_1) aber besonders hoch.

Die *Aktivität der Succinodehydrogenase* der Muskulatur von den gleichen Körperpartien bestimmten wir mit Hilfe der Thunberg-Methode. Beim Evakuieren der Röhrchen ist ein Schäumen und ein Hängenbleiben von Gewebe an den Wänden auch mit Antischaummitteln nur ungenügend zu unterbinden. Darum verwandten wir Thunberg-Röhrchen mit doppelten Schenkeln. Den Schabebrei (0,5 g) wickelten wir in ein kleines Stückchen Cellophan-Folie und ließen ihn so in einen Schenkel gleiten, wo sich die Folie leicht entfaltete und den Brei freigab. Die Reagenzien [2 cm³ Phosphatpuffer (1/15 mol, $p_H = 6{,}8$ bzw. 7), 1 cm³ Na-Succinat- (1/10 mol) und 0,1 cm³ Methylenblaulösung (0,05%ig)] füllten wir in den anderen Schenkel. Nach der Evakuierung wurde die Flüssigkeit in den Schenkel mit dem Schabebrei durch Kippen der Röhrchen überführt und der Brei durch leichtes Klopfen suspendiert. Die Versuchstemperatur betrug 35° C.

Zum Nachweis des direkten Temperatureinflusses auf die Leistungsadaptation des Gewebes ist die Methode der Abb. 1 nur dann geeignet, wenn der *Blutkreislauf* des Tieres keinen Temperaturausgleich bewirkt. Zur Untersuchung dieses Problems wurde eine Aalröhre mit vielen seitlichen Löchern versehen, die mit Gummischlauch abgedichtet waren. Durch den Schlauch konnte die Nadel eines Thermoelementes gestochen und einige Millimeter in die Muskulatur des Aales eingeführt werden. Dieser wurde vorher mit Urethan behandelt und zwar zu den einzelnen Versuchen unterschiedlich lange. Zunächst war der Aal nur bewegungslos; bei einem weiteren Versuch beließen wir das Tier solange im Narkotikum, bis die Atmung erlosch, wobei der Herzschlag normal blieb. Schließlich wurden diese beiden Organfunktionen unterbunden. Die Temperatur des vorn einströmenden Wassers betrug 14°, die des hinten einfließenden 24° C. 19—20 cm des Tieres befanden sich im kalten Wasser, 30—31 cm im warmen. Es zeigte sich nun bei 3 gleich langen

[1] In den späteren Versuchen der Tabelle 1 ließen wir das Wasser durch eine feine Düse gegen das Platin der Elektrode spritzen. Dadurch werden, wie Kontrollversuche mit Wasser von verschiedenem Sauerstoffgehalt zeigten, die Absolutwerte besser erfaßt also ohne diese Vorsichtsmaßregel (z. B. bei den Meßwerten der Abb. 3—6). Für die Untersuchung unseres Problems ist es belanglos, ob Absolut- oder Relativwerte erhalten werden.

Aalen, daß bei allen Versuchen, ganz gleich, ob das Herz noch schlug oder nicht, die zum Versuch benutzte Nacken- bzw. Schwanzmuskulatur praktisch die Wassertemperatur angenommen hatte. Lediglich bei den beiden ersten Löchern an jeder Seite des Abflusses (in einer Zone von je etwa 3—4 cm) traten Übergänge auf, doch spielte sich dies in einem Körperbereich ab, der für unsere Versuche belanglos war. Da es uns nur darauf ankam, im Vorder- und Hinterkörper stark unterschiedliche Temperaturen zu erzeugen, kann ein eventuell vorhandener sehr geringer Temperaturausgleich durch den Blutkreislauf ohnehin keine Rolle spielen.

Der Sauerstoffverbrauch von Ganztieren

Die wiedergegebenen Abb. 3—6 sind typisch für viele weitere, hier nicht aufgeführte Versuche. In ihnen sind stets die Adaptationstemperaturen angegeben worden, denen das Tier (einheitlich oder vorn und hinten unterschiedlich) während des mehrtägigen Versuchs in den Röhren der Abb. 1 ausgesetzt war. Die in den Legenden angegebenen Anpassungstemperaturen beziehen sich auf die Aufbewahrungszeit *vor* der Einführung der Aale in die Röhren. Es sei nochmals betont, daß die Versuchstemperatur stets einheitlich für den ganzen Aal 18° betrug.

Auch bei diesen Untersuchungen zeigte sich sehr deutlich eine Leistungsadaptation im Sinne einer Kompensation (Senkung des Sauerstoffverbrauchs nach einer Steigerung der hier einheitlichen Adaptationstemperatur und umgekehrt). Abb. 3 gibt zwei Beispiele wieder. Beim ersten Versuch war der Sauerstoffverbrauch bei mehreren Serien erhöht, was wohl auf eine Beunruhigung der Tiere durch die ungewohnte Versuchsapparatur zurückzuführen ist.

In weiteren Versuchen war die Adaptationstemperatur während des Versuchs für das Vorder- und Hinterende unterschiedlich. Wir haben die Versuche der Abb. 3—6 mit 70—100 g schweren Aalen im Winter durchgeführt. Zu den Messungen der Tabelle 1 benutzten wir Sommertiere. Durch die Umschaltung auf die Behandlung *vorn kalt, hinten warm* trat hier eine gewisse Steigerung des Sauerstoffverbrauchs ein, während bei den Tieren der Abb. 6 erwartungsgemäß etwa Werte erhalten wurden, die zwischen denen von ganz warm und ganz kalt gehaltenen Tieren lagen. Eine solche Behandlung vertrugen die Aale recht gut.

Dies gilt nicht für die umgekehrte Behandlung *vorn warm, hinten kalt*, die offensichtlich störte. Sie wirkte sich im Versuch stets durch eine enorme Steigerung des Sauerstoffverbrauchs aus. Wenn man die Adaptationstemperatur während des Versuchs des öfteren ändert (wie in Abb. 5), so kann nicht erwartet werden, daß die Ausgangswerte nach

einer derart strapaziösen Behandlung immer wieder erreicht werden; dennoch erkennt man sehr wohl die angedeuteten Gesetzmäßigkeiten.

Es ist noch nicht möglich, die so auffallende Stoffwechselsteigerung nach der Erwärmung lediglich des Vorderendes zu erklären. Man könnte an eine Sauerstoffschuld denken, die dann bei einer einheitlichen Temperatur des Aales während der Messungen getilgt wird, doch ist nicht ersichtlich, warum eine solche nur bei Erwärmung des Vorderendes und kaum bei einer Erwärmung des Hinterendes oder des ganzen Aales entstehen soll. Vielleicht ist mit diesen Versuchen ein Problem angeschnitten worden, welches bisher noch nie untersucht wurde, nämlich das der

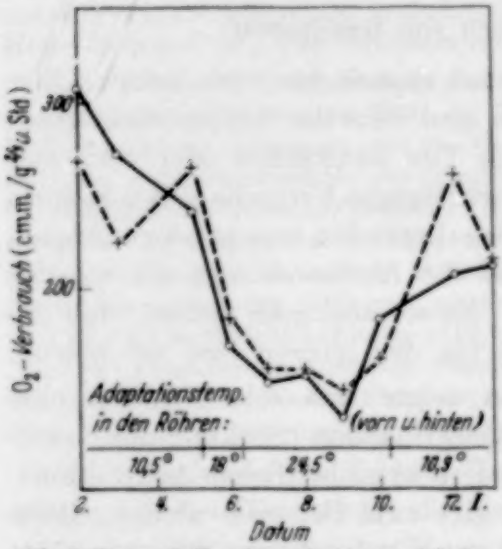

Abb. 3. Sauerstoffverbrauch von zwei Aalen bei einheitlichen Temperaturen während der Vorbehandlung. Adaptationstemperatur vor der Überführung in die Röhren: 9° C

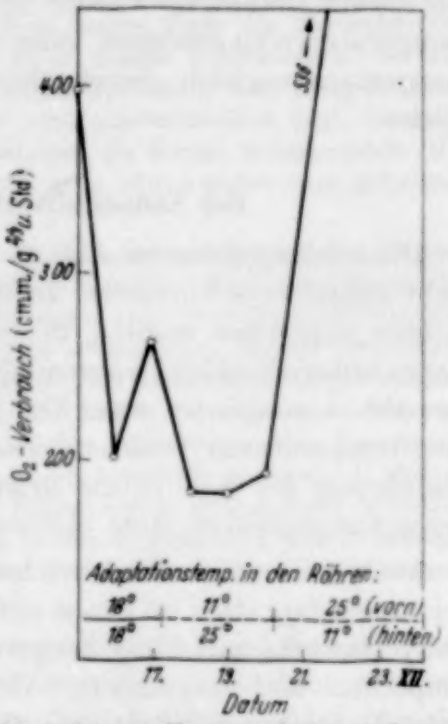

Abb. 4. Sauerstoffverbrauch eines Aales nach unterschiedlicher Vorbehandlung von Vorder- und Hinterkörper. Adaptationstemperatur vor der Überführung in die Röhren: 18° C

Tabelle 1. *Der Sauerstoffverbrauch zweier Aale (Gewicht von T_1 152 g, von T_2 122 g), die vor dem Versuch bei 18° gehalten und am 5. 7. in die Röhren überführt wurden. Versuchstemperatur:* 18°

	Datum							
	7. 7.	9. 7.	11. 7.	13. 7.	15. 7.	18. 7.	20. 7.	22. 7.
	Adaptationstemperatur zur Zeit des Versuchs							
	vorn und hinten 18°				vorn 14,5°, hinten 24°			
Sauerstoffverbrauch (cm³/Std)								
Tier 1	5,21	5,22	7,14	5,16	7,06	6,29	5,71	6,58
Tier 2	—	5,47	5,56	5,11	5,27	—	7,02	6,55

Auslösung der Regulationen durch Rückmeldungen über den nun nicht mehr passenden Stoffwechsel nach Temperaturänderungen. Dies würde dann aber über das Niveau des direkt von der Temperatur beeinflußten Gewebes hinausgehen und übergeordnete Regulierungen des Ganztieres voraussetzen. — Es soll nun die Frage untersucht werden, ob der direkte Temperatureinfluß auf das Gewebe für die Leistungsadaptation entscheidend ist oder ob ihm zumindest eine gewisse Wirkung zukommt.

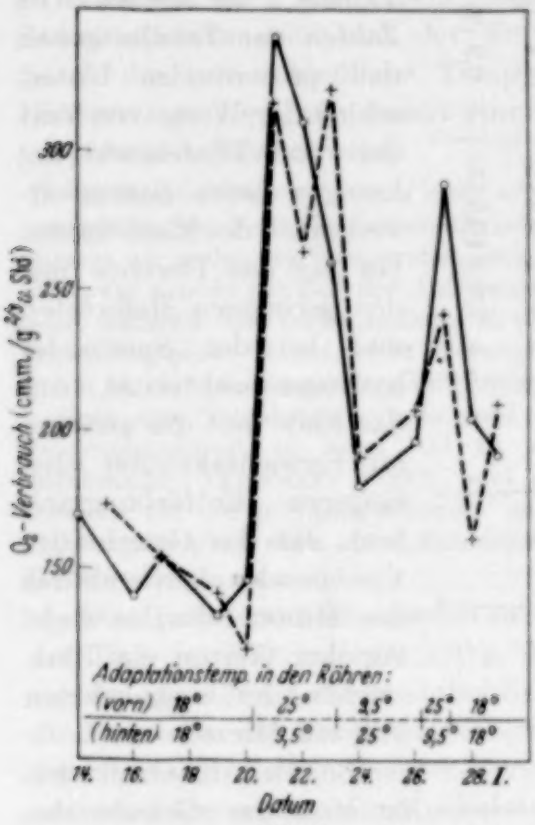

Abb. 5

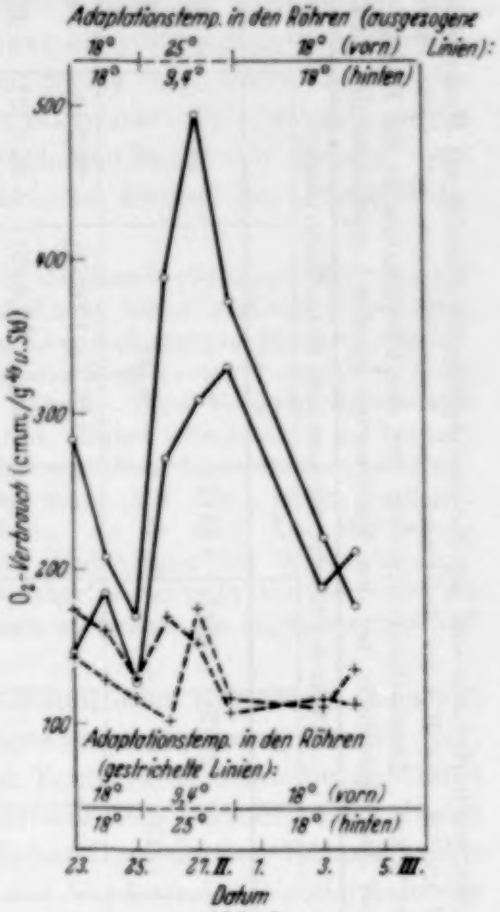

Abb. 6

Abb. 5. Sauerstoffverbrauch von zwei Aalen nach häufigem Wechsel der Temperatur der Vorbehandlung. Adaptationstemperatur vor der Überführung in die Röhren: 18° C

Abb. 6. Sauerstoffverbrauch von vier Aalen zur Demonstration der unterschiedlichen Wirkung einer Vorbehandlung vorn kalt, hinten warm und vorn warm, hinten kalt. Adaptationstemperatur vor der Überführung in die Röhren: 18° C

Der Sauerstoffverbrauch und die Succinodehydrogenaseaktivität des Muskelgewebes

Die erste Versuchsserie führten wir in den Monaten September—November 1959 aus. Das Ergebnis von Bestimmungen des Sauerstoffverbrauchs von Muskelgewebe von Vorder- und (nicht weiter unterteilten) Hinterenden von Aalen, die in den Röhren vorn und hinten unterschiedlichen Temperaturen ausgesetzt waren (vorn 12,5—15°,

Tabelle 2. *Prozentualer Unterschied des Sauerstoffverbrauchs und der Succinodehydrogenaseaktivität des Muskelgewebes von Vorder- (V) und Hinterenden (H bzw. H_1 und H_2) des Aales nach einer Behandlung vorn kalt, hinten warm*

In Klammern: Zahl der untersuchten Tiere. Adaptationstemperatur vor der Überführung in die Röhren: 11—15° C Bei den Pluswerten ist das Vorderende aktiver als das Hinterende, bei den Minuswerten ist das Umgekehrte der Fall.

Versuchsserie	Art der Messung	Dauer der Behandlung vorn kalt, hinten warm (Tage)							
		0 (Kontr.)	5	6	8	9	10	11	12	13
Herbst 1959	O_2-Verbrauch V-H	−42,2 ± 4,9 (6)		−29 (2)	+18 (2)	+13 (2)	+ 3	+ 2	+43	
	Fermentaktiv. V-H	−52,3 ± 4,3 (6)	−19	0	+27	+46	− 8 (2)	+ 9	+ 6 ± 2,9 (3)	
Herbst 1960	O_2-Verbrauch V-H_1	−41,9 ± 6,6 (14)					−18,3 ± 10,6 (5)	−26,2 (2)	−10,8 ± 9,0 (5)	− 9,6
	O_2-Verbrauch V-H_2	−48,2 ± 9,0 (12)					−34,3 ± 10,9 (5)	−25,0 (2)	−22,2 ± 8,8 (5)	−11,1
	Fermentaktiv. V-H_1	−29,4 ± 4,7 (14)					+ 8,8 ± 9,8 (5)	+17,4 (2)	+13,4 ± 10,5 (5)	+18,7
	Fermentaktiv. V-H_2	−31,2 ± 6,2 (13)					+ 7,0 ± 10,5 (5)	− 0,9 (2)	+ 9,8 ± 10,7 (5)	+27,3

hinten 25°) und von Kontrollen, die entweder gleich aus den Vorratsbecken genommen wurden oder auch mehrere Tage bei einheitlichen Temperaturen in den Versuchsröhren der Abb. 1 zugebracht hatten, ist aus Tabelle 2 zu ersehen. Die Zahlen der Tabelle geben den prozentualen Unterschied der Werte von Vorder- und Hinterende an, bezogen beim Sauerstoffverbrauch des Muskelgewebes auf das Tierende mit den geringeren Meßwerten und bei der Succinodehydrogenaseaktivität auf das Ende mit der geringeren Fermentaktivität (den längeren Entfärbungszeiten). Ist das Gewebe des Vorderendes aktiver als das des Hinterendes, so steht vor den Werten ein Pluszeichen, im umgekehrten Fall ein Minuszeichen.

Bei den Kontrollaalen ist stets das Gewebe des Hinterendes aktiver als das des Vorderendes, ganz gleich, ob die Tiere den Vorratsbecken entnommen wurden oder auch längere Zeit (6—8 Tage) in den Röhren bei einheitlichen Temperaturen zugebracht hatten. In Tabelle 2 sind nur Kontrollwerte der ersten Art eingetragen worden. Die bei einheitlichen Temperaturen (14 bzw. 23°)

in den Röhren aufbewahrten Tiere ergaben in Ergänzung zur Tabelle für den Sauerstoffverbrauch die Werte: -60 ± 7 (2) bzw. -46 ± 2 (2) und für die Succinodehydrogenaseaktivität die Werte: -50 ± 16 (2) bzw. -27 ± 3 (2). Durch die hier ausschließlich angewandte Behandlung vorn kalt, hinten warm wird der Unterschied zwischen dem Gewebe des Vorder- und Hinterkörpers immer mehr ausgeglichen und bei längerer Versuchszeit sogar umgekehrt (aktiveres Vorderende), wie es für eine Leistungsadaptation im Sinne einer Kompensation (Typ 3) zu erwarten war. Die Tabelle zeigt eindeutig eine Beeinflussung des Sauerstoffverbrauchs und der Fermentaktivität des Muskelgewebes durch die unterschiedliche Temperaturbehandlung von Vorder- und Hinterkörper der Aale, somit einen *direkten Einfluß der Adaptationstemperatur auf das Gewebe.*

Es überraschte, daß wir zu einer anderen Jahreszeit (Februar—Mai) in ganz entsprechenden Versuchen einen derartigen Effekt kaum nachweisen konnten, obwohl wir außer der Temperatur auch die Lichtbedingungen konstant hielten, und zwar sowohl zur Zeit der Aufbewahrung der Tiere in den Vorratsbecken als auch während der Vorbehandlung in den Röhren. Beim Langtag dauerte die Belichtungsphase 16 Std, beim Kurztag 8 Std. Dabei ist natürlich zu berücksichtigen, daß für temperaturunabhängige, jahreszeitliche Umstellungen nicht unbedingt die Tageslänge entscheidend sein muß. Mit einer ausgesprochenen Jahresperiodizität ist beim Aal zu rechnen, da er eine Art Winterruhe durchmacht. TEICHMANN (1959) fand große Änderungen der Wahrnehmungsschwelle für β-Phenyläthylalkohol; im Spätherbst und Frühwinter war die Leistungsfähigkeit etwa um 6 Zehnerpotenzen schlechter als im Spätwinter und Hochsommer.

Die Herbstversuche wurden im nächsten Jahr wiederholt [Gewicht der Tiere im Durchschnitt 120 g, Adaptationstemperatur vor den Versuchen 14—15° (in dieser einheitlichen Temperatur befanden sich auch die Kontrolltiere), Langtagsbedingungen vor dem Versuch und während der unterschiedlichen Temperaturvorbehandlung in den Röhren]. Wir untersuchten wieder die Muskulatur des Vorderendes (V, gleich hinter dem Kopf beginnend, Länge 5—6 cm) und verglichen damit die des Hinterendes, das zu diesen Versuchen in einen Schwanzabschnitt (H_2, 7—8 cm) und ein sich nach vorn anschließendes Stück (H_1, 4—5 cm), unterteilt wurde. Die Muskulatur dieser 3 gesondert untersuchten Körperteile zerkleinerten wir zunächst mit einer Schere, durchmischten das zerschnittene Gewebe und verarbeiteten es zu Schabebrei. Die Ergebnisse dieser Versuchsserie finden sich auch in Tabelle 2. Die Werte streuten mehr als bei den vorjährigen Versuchen, doch ist besonders bei der Fermentaktivität ein direkter Temperatureinfluß eindeutig nachweisbar. In Tabelle 3 sind die Kontrollwerte und alle anderen von Tieren mit unterschiedlich vorbehandeltem Vorder- und Hinterkörper zusammengefaßt worden, wenn diese Behandlung in den Röhren länger als 6 Tage dauerte.

Tabelle 3. *Zusammenfassung der in Tabelle 2 aufgeführten Meßwerte für Aale, die länger als 6 Tage vorbehandelt wurden (s. Text)*

In Klammern: Zahl der untersuchten Tiere. *P*-Werte berechnet nach Pätau (1943).

Versuchsserie	Art der Messung	Warburg-Versuche		Thunberg-Versuche	
		Durchschnitt (%)	Unterschied (*P*-Werte)	Durchschnitt (%)	Unterschied (*P*-Werte)
Herbst 1959	V-H (vorn 12,5—15°, hinten 25°)	+ 15,6 (7)	< 0,0002	+ 10,5 (8)	< 0,0002
	V-H (Kontrollen, einheitlich bei 11—15°)	− 42,3 (6)		− 52,3 (6)	
Herbst 1960	$V\text{-}H_1$ (vorn 14°, hinten 25°)	− 16,0 (13)	0,006	+ 12,6 (13)	< 0,0002
	$V\text{-}H_1$ (Kontrollen, einheitlich bei 14—15°)	− 41,9 (14)		− 29,4 (14)	
	$V\text{-}H_2$ (vorn 14°, hinten 25°)	− 26,4 (13)	0,042	+ 8,4 (13)	0,0002
	$V\text{-}H_2$ (Kontrollen, einheitlich bei 14—15°)	− 48,2 (12)		− 31,2 (13)	

Schon die Variabilität der Werte deutet darauf hin, daß die Leistungsadaptation des Aales ein komplexer Vorgang ist, der sicherlich nicht nur durch *einen* Faktor (wie den direkten Temperatureinfluß auf das Gewebe) bedingt wird. Bei den Thunberg-Versuchen handelt es sich um eine nicht sehr spezifische Reaktion. Eine Änderung der Fermentaktivität pro Gewichtseinheit Gewebe bedeutet auch nicht unbedingt, daß sich lediglich die Fermentquantität geändert hat. Ein wechselnder Gehalt an Wasser, Fett usw. kann eine Rolle mitspielen. Der Fettgehalt des Aales zeigt allerdings nach Thurow geringe jahreszeitliche Schwankungen. Die hier mitgeteilten Versuche können darum nur als ein erster Vorstoß in das bisher noch gar nicht bearbeitete Problem der direkten Temperatureinwirkung auf das Gewebe von höheren Metazoen gewertet werden.

Parallel zu den Herbstversuchen 1959 bestimmten wir wie bei früheren Untersuchungen (Precht 1951) auch die *Katalaseaktivität* der Aalmuskulatur, die eine Leistungsadaptation im Sinne einer inversen Kompensation aufweist (vgl. auch Precht 1958). Bei den Kontrolltieren ist auch dieses Ferment im Hinterkörper aktiver als im Vorderkörper. Durch die Vorbehandlung in den Röhren (vorn kalt, hinten warm) trat im Gegensatz zur Succinodehydrogenase keine nennenswerte Änderung ein.

Die Frage, ob die Schilddrüse des Aales als übergeordneter Faktor für die Leistungsadaptation eine Bedeutung hat, wird zur Zeit von Grainger untersucht. Prinzipiell ist dies möglich, da auch beim Aal eine Hypophysektomie über eine Herabsetzung der Schilddrüsenaktivität einen Abfall des Sauerstoffverbrauchs bewirkt (vgl. Fontaine u. Mitarb. 1953, 1957a, b, Olivereau 1957). Die Abhängigkeit der Schilddrüsentätigkeit von der Adaptationstemperatur kann auch

histologisch untersucht werden. Eine Verminderung der Aktivität bei steigender Adaptationstemperatur im Sinne einer Kompensation ist beim Aal nur schwach angedeutet. „Un séjour de trois semaines à 23° C, en décembre, influence peu l'aspect de la substance colloïde, par rapport à celui observé chez les anguilles placées à 8,5° C. Toutefois, la hauteur épithéliale tend à être réduite, le diamètre nucléaire peut diminuer bien que la vascularisation de la région thyroïdienne soit généralement importante" (Olivereau 1955, p. 257). Eine raschere Aufnahme von ^{131}Jod bei hohen als bei tiefen Temperaturen spricht nicht gegen eine Leistungsadaptation der Schilddrüsentätigkeit im Sinne einer Kompensation, da diese auch für die Atmung nicht ideal ist, sondern nur partiell (vgl. Olivereau 1955b u.e.).

Zusammenfassung

Der Sauerstoffverbrauch von intakten Aalen zeigt eine Temperaturadaptation im Sinne einer Kompensation. Vor den Messungen vorn kalt und hinten warm aufbewahrte Tiere weisen einen mittleren oder schwach erhöhten Sauerstoffverbrauch auf. Dieser ist jedoch unter den gleichen Versuchsbedingungen stark gesteigert, wenn während der Vorbehandlung die Vorderenden der Aale warm und die Hinterenden kalt gehalten wurden.

Der Sauerstoffverbrauch und die Succinodehydrogenase- und Katalaseaktivität des Muskelgewebes sind normalerweise im Hinterkörper größer als im Vorderkörper. Durch eine Vorbehandlung vorn kalt, hinten warm wird dies für die Succinodehydrogenaseaktivität umgekehrt, für den Sauerstoffverbrauch in einem entsprechenden Sinne geändert; die Katalaseaktivität hängt nicht von einer derartigen Vorbehandlung ab (Herbstversuche). Der Gewebsstoffwechsel kann somit beim Aal durch eine längere Temperatureinwirkung direkt beeinflußt werden.

Literatur

Carlen, H.: Der Cocarboxylasegehalt des Aales (*Anguilla vulgaris* L.). Z. vergl. Physiol. **35**, 199—208 (1953).

Fontaine, M., et Y.-A. Fontaine: Activités thyréotropes différentes, en fonction de la température, d'extraits hypophysaires de Mammifères et d'un Téleostéen. C. R. Acad. Sci. (Paris) **244**, 2339—2341 (1957). Vgl. auch J. Physiol. (Paris) **49**, 169—173 (1957).

— J. Leloup et M. Olivereau: Étude histologique et biochimique de la glande thyroide de l'Anguille hypophysectomisée. C. R. Soc. Biol. (Paris) **147**, 255—257 (1953).

— F. de la Querrière et A. Raffy: Action de l'hypophysectomie sur le métabolisme respiratoire de l'Anguille (*Anguilla anguilla* L.). C. R. Soc. Biol. (Paris) **151**, 232—233 (1957).

Kanwisher, J.: Polarographic oxygen electrode. Limnology and Oceanography **4**, 210—217 (1959).

Knox, W. E., V. H. Auerbach and E. C. C. Lin: Encymatic and metabolic adaptations in animals. Physiol. Rev. **36**, 164—254 (1956).

Krüger, G.: Über die Temperaturadaptation des Bitterlings (*Rhodeus amarus* Bloch). Z. wiss. Zool. (im Druck).

Olivereau, M.: Température et fonctionnement thyroïdien chez les Poissons. J. Physiol. (Paris) **47**, 256—258 (1955a).
— Hormone thyréotrope et température chez la Truite arc-en-ciel (*Salmo gairdnerii* L) et l'Anguille (*Anguilla anguilla* L.). Arch. Anat. micr. Morph. exp. **44**, 236—264 (1955b).
— Influence de la température sur l'histologie thyroïdienne de divers Téléostéens. Bull. Soc. zool. France **80**, 43—52 (1955c).
— Radiothyroïdectomie chez l'Anguille (*Anguilla vulgaris* L.). Arch. Anat. micr. Morph. exp. **46**, 39—60 (1957).
Pätau, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen. Biol. Zbl. **63**, 152—168 (1943).
Precht, H.: Der Einfluß der Temperatur auf die Atmung und auf einige Fermente beim Aal (*Anguilla vulgaris* L.). Biol. Zbl. **70**, 71—85 (1951).
— Concepts of the temperature adaptation of unchanging reaction systems of cold-blooded animals. In: Physiol. Adaptation, edit. by C. L. Prosser. Amer. Physiol. Soc., Washington **1958**, 50—78. Vgl. auch die anderen Beiträge.
— Temperaturanpassungen bei wechselwarmen Tieren. Verh. Dtsch. Zool. Ges. in Bonn **1960** (im Druck).
— J. Christophersen u. H. Hensel: Temperatur und Leben. Heidelberg 1955.
Teichmann, H.: Über die Leistung des Geruchssinnes beim Aal (*Anguilla anguilla* L.). Z. vergl. Physiol. **42**, 206—254 (1959).
Thurow, F.: Über den Trockensubstanz- und Fettgehalt von Aalen aus der Kieler Bucht und der Kieler Förde. Arch. Fischereiwiss. **8**, 79—93 (1957).

Prof. Dr. H. Precht, Kiel, Zoologisches Institut der Universität,
Abteilung für vergleichende Physiologie und Tierpsychologie

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 44, 463—477 (1961)

Aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft,
Institut für Vorratsschutz (Leiter: Reg.-Rat Dr. W. Frey), Berlin-Dahlem

DIE LUFTFEUCHTE-UNTERSCHIEDSEMPFINDLICHKEIT DER MEHLMILBE (*ACARUS SIRO* L.)

Von

Willi Knülle

Mit 3 Textabbildungen

(Eingegangen am 6. Februar 1961)

Inhaltsverzeichnis

Seite

A. Einleitung 463
B. Die Unterschiedsempfindlichkeit im Bereich 70—75% rel. Feuchte bei verschiedenen Temperaturen 463
1. Methodik 463
2. Ergebnis 467
C. Die Unterschiedsempfindlichkeit in verschiedenen Feuchtebereichen bei konstanter Temperatur 471
1. Methodik 471
2. Ergebnis 472
Zusammenfassung 474
Literatur 476

A. Einleitung

Der Befall des Lagergetreides durch Mehlmilben und seine Ausbreitung sind streng von der Luftfeuchte zwischen den Getreidekörnern abhängig. Das erste Kapitel dieser Arbeit beschäftigt sich mit der Frage, ob die Luftfeuchtereaktionen der Mehlmilbe *Acarus siro* L. von der Temperatur abhängen. Im zweiten Kapitel werden die Schwellenwerte für die Unterschiedsreaktionen dieser Art in verschiedenen Feuchtebereichen der gesamten Lebensamplitude behandelt.

B. Die Unterschiedsempfindlichkeit im Bereich 70—75% rel. Feuchte bei verschiedenen Temperaturen

1. Methodik

a) Versuchsanordnung. Zwei rechteckige Glasschalen nehmen die feuchteregulierenden Kaliumhydroxyd-Lösungen auf (Abb. 1, *GS*). Der Plexiglasaufsatz (*PA*) wird auf die mit Vaseline versehenen oberen Ränder der Glasschalen aufgedrückt. Der ringförmige Mittelteil dieses Aufsatzes (*a*) ist durch eine Trennwand (*b*), deren untere Kante sich in die Vaseline einsenkt, in 2 Hälften geteilt. Im oberen Teil dieses Mittelringes ist ein Rahmen mit Nylongaze („Monyl Sp. 48", Maschenöffnung 48 Mikron) eingespannt (*c*). Die Nylongaze berührt die Trennwand. Ein etwa 2 mm hoher, oberhalb der Gaze befindlicher Raum — der Versuchsraum für die

Milben — wird durch eine Glasplatte (*d*) mit kleinem, dicht verschließbarem Mittelloch, das zum Einsetzen der Milben dient, luftdicht abgeschlossen. Die beiden verschieden feuchten Luftmengen treten nur an der Mittellinie des 2 mm hohen Versuchsraums miteinander in Kontakt. Der luftdichte Abschluß des Versuchsgefäßes gegen die Außenfeuchte und die Verteilung der Feuchtigkeit in der Kammer wurden mit Kobaltthiocyanatpapier überprüft. Die Austestung der Kammer zeigte, daß jedes Feuchtefeld eine Hälfte des Versuchsraums homogen erfüllt. Ein Feuchtegefälle ist nur entlang einer schmalen Zone um die Mittellinie zu erkennen.

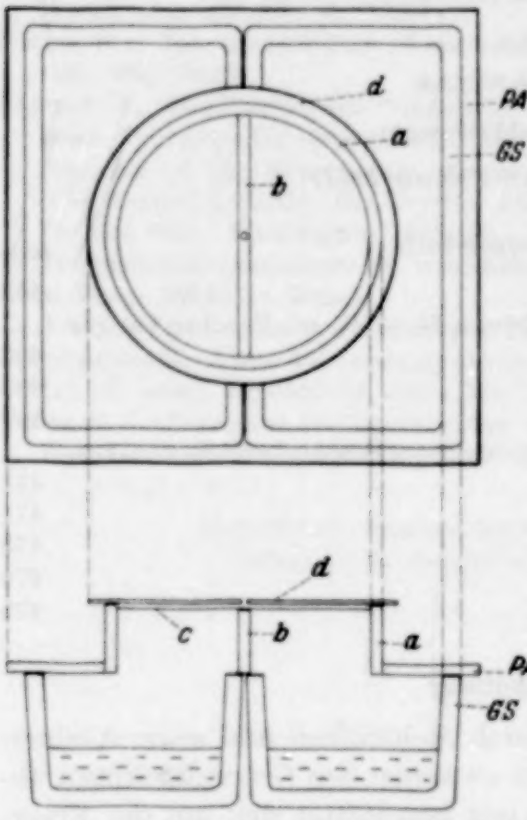

Abb. 1. Aufsicht und Medianschnitt des Versuchsgefäßes. Erklärungen im Text

b) Herstellung der Luftfeuchten. Die Regulierung der Luftfeuchten erfolgte mit Lösungen von Kaliumhydroxyd (reinst, zur Analyse, K_2CO_3-Gehalt höchstens 1 %; Merck-Katalog U. Nr. 36, 1957, Artikel Nr. 5033). Da die Konzentration einer Lösung beliebig verändert werden kann, sind die Luftfeuchten in allen benötigten graduellen Abstufungen herstellbar. Kaliumhydroxyd-Lösungen sind besonders aus diesem Grund gesättigten Salzlösungen vorzuziehen. Die gewünschten relativen Luftfeuchten wurden zunächst nach einem Diagramm von SOLOMON (1951), in dem die Dichte von Kaliumhydroxyd-Lösungen zu den Gewichtsprozenten und diese zu den relativen Feuchten in Beziehung gesetzt sind, hergestellt. Die Dichtemessung erfolgte durch Aräometer mit Spindelwerten nach DIN 12791. Sie wurde dreimal wiederholt. Verwendet wurden nur frisch angesetzte KOH-Lösungen, um Fehler, die durch die Absorption von Kohlendioxyd und die dadurch bedingte Anreicherung von Kaliumkarbonat verursacht sind, zu vermeiden.

Die theoretisch über bestimmten KOH-Lösungen zu erwartenden Luftfeuchten stimmen häufig nicht mit den gemessenen überein. Bei ruhender Luft entsteht in kleinen geschlossenen Gefäßen mit einer feuchteregulierenden Flüssigkeit über der Flüssigkeitsoberfläche ein vertikales Luftfeuchtegefälle, dessen Schichtung von der Höhe des Flüssigkeitsspiegels im Verhältnis zum Luftraum abhängt. Gefällefreie Wasserdampfverteilung ist nur bei ständiger Umwälzung der Luft über der Flüssigkeit zu erwarten. Hieraus und aus der Tatsache, daß Wasserdampf spezifisch leichter ist als Luft, folgt, daß eine bestimmte Luftfeuchte nur dann exakt reproduziert werden kann, wenn standardisierte Versuchsgefäße, in denen die Lage der Flüssigkeitsoberfläche und der Versuchsebene gleich bleibt, verwendet werden. Der Versuchsraum, in dem sich die Tiere bewegen, muß so flach sein, daß eine Schichtung der Luftfeuchte innerhalb dieses Raumes vernachlässigt werden darf. Da die Verdunstung aber auch von den physikalischen Eigenschaften der verdunstenden Oberfläche abhängt, ist die exakte Reproduktion einer Luftfeuchte nur bei gleicher „Gestalt" der Flüssigkeitsoberfläche möglich.

Diese Gegebenheiten sind bei der Konstruktion des Versuchsgefäßes berücksichtigt worden. Der Versuchsraum der standardisierten Gefäße hatte eine Höhe von 2 mm und der Abstand von der Flüssigkeitsoberfläche bis zur Unterseite der Nylongaze betrug 40 mm.

Zu berücksichtigen ist ferner die gegenseitige Beeinflussung der beiden Luftfeuchten, die sich oberhalb der Nylongaze in der Mittellinie gegenüberstehen. Die Kaliumhydroxyd-Lösungen wurden so lange verändert, bis die Feuchtemessung in dem 2 mm hohen Versuchsraum die gewünschte Differenz ergab. Nylon nimmt bei 65% rel. Feuchte 3,8% Feuchtigkeit auf. Eine Beeinflussung der Kammerfeuchte kommt nicht in Betracht, da die Versuchsgefäße 16 Std vor Versuchsbeginn aufgestellt wurden und somit ausreichend Zeit zur Einregulierung der Luftfeuchte bestand. Außerdem wurde die tatsächlich im Versuchsraum oberhalb der Gaze vorhandene Luftfeuchte während des Versuchs gemessen (vgl. B, 1, c). Im Vergleichsversuch, bei dem an Stelle der Nylongaze Metallgaze eingebaut war, wurden die gleichen relativen Feuchten gemessen und die gleiche Verteilung der Milben festgestellt.

Eine Konstanz des Feuchtegefälles tritt erst dann ein, wenn die Temperatur der Lösung mit der der darüber befindlichen Luft übereinstimmt. Die Kammern wurden auch aus diesem Grund 16 Std vor Beginn des Experimentes bei konstanter Versuchstemperatur aufgestellt. Zur Wiedereinstellung des Gefälles nach dem Einsetzen der Milben blieben 3 Std Zeit bis zur ersten Zählung. Die für die Einstellung der Luftfeuchte erforderliche Zeitspanne wurde mit Kobaltthiocyanatpapier geprüft.

Temperaturunterschiede, die durch verschieden starke Verdunstung in beiden Kammerhälften theoretisch zu erwarten waren, wurden nicht festgestellt. Die Veränderung der Luftfeuchte durch die Versuchstiere kann bei der Oberflächengröße der regulierenden Lösung und der Größe des Luftraumes im Verhältnis zur geringen Zahl und der Kleinheit der Versuchstiere vernachlässigt werden.

c) Messung der Luftfeuchten. Da im Luftraum des Versuchsgefäßes über der KOH-Lösung eine vertikale Feuchteschichtung erwartet werden muß, kann die Messung der Luftfeuchte, der die Versuchstiere tatsächlich ausgesetzt sind, nur in der gleichen Schicht, in der sich auch die Tiere bewegen — im 2 mm hohen Versuchsraum — vorgenommen werden. Hierbei dürfen die in der Kammer vorhandenen Luftfeuchteverhältnisse, die durch ruhende Luft bestimmter Feuchteschichtung und Temperatur bedingt sind, nicht gestört werden. Es scheiden daher Meßmethoden, die eine Perturbanz, eine Temperaturänderung oder eine Wasserdampfanreicherung der Luft verursachen, aus (z. B. Taupunktbestimmungen, elektrolytische Meßmethoden auch mit kleinsten Elementen, psychrometrische Meßmethoden z. B. mit Widerstandsthermometern, Diffusionshygrometer, Mikroevaporimeter). Hygrometrische Messungen (z. B. Haar, Kunstfaser) besitzen geringe Anzeigegenauigkeit und Eichstabilität.

Am geeignetsten erwies sich die von Solomon (1957) standardisierte Kobaltthiocyanatpapier-Methode. Das mit einer konstanten Menge von Kobaltthiocyanat imprägnierte Papier bestimmter Qualität wird nach Exposition in der zu messenden Luftfeuchte und Fixierung in Paraffinöl mit standardisierten Farbwerten verglichen. Die Aufbewahrung der Papiere erfolgte bei 70% rel. Feuchte in 20° C. Zur Messung wurden Papierstückchen verwandt, die unmittelbar nebeneinander vom gleichen Blatt abgeschnitten wurden. Die Expositionszeit betrug 4 Std. Ausführliche Versuche bei verschiedenen Raumfeuchten bestätigten, daß die Kobaltpapiere von der Entnahme aus der Versuchskammer bis zum Eintauchen in Paraffinöl (etwa 1 sec) keine Veränderung der Farbwerte zeigten. Der Vergleich im Komparator bzw. der Vergleich der Papiere miteinander erfolgte nach der Entnahme aus der Versuchs-

kammer bei 20° C und bei von vorn einfallendem Tageslicht durch die gleiche Person. Die Ablesungen wurden mehrere Male wiederholt.

Vergleichsweise durchgeführte Messungen von Luftfeuchten mit der Kobaltthiocyanatpapier-Methode und dem Aßmannschen Aspirationspsychrometer ergaben keine Unterschiede. Die auf diese Weise überprüften Papiere wurden in Paraffinöl aufbewahrt und dienten neben dem Komparator als Vergleichsstücke.

Nach Festlegung der Farbwerte 70% (Dichte der KOH-Lösung 1.240) und 75% (1.181) wurden die Dichten der Kaliumhydroxyd-Lösungen so lange verändert, bis über ihnen ein Farbwert festgestellt werden konnte, der in der Mitte zwischen 70 und 75% einzustufen war und somit annähernd 72,5% Luftfeuchte (1.212) entsprach. Durch abwärts gerichtete Ermittlung weiterer Farbzwischenwerte wurden die Luftfeuchten mit 71% (1.222), 70,5% (1.233) und 70,25% (1.236) eingestuft. Dieser letzte Wert wich von dem bei 70% nur noch sehr schwach ab. Zwischen 70.25% (1.236) und 70% (1.240) ist eine Lösung mit der Dichte 1.238 eingeschoben und mit 70,1% bezeichnet worden. Farbunterschiede gegen 70% waren hier nicht mehr zu erkennen. Es ergab sich, daß die Milben bei 10 und 30° C auch hier noch eine hochsignifikante Unterschiedsreaktion zeigen.

Die angegebenen Differenzen der relativen Feuchten zwischen den geprüften Werten 70 und 75% sind natürlich Annäherungswerte; die Abstufung der Gefälle zu kleiner werdenden Differenzen ist aber durch die graduelle Änderung der Farbwerte sicher nachzuweisen (Ausnahme 70,1%). Sind die auf beschriebene Weise für die verschiedenen Luftfeuchtegefälle ermittelten Aräometerwerte (70, 70,1, 70,25, 70,5, 71, 72,5, 75%: 1.240, 1.238, 1.236, 1.233, 1.222, 1.212, 1.181) festgelegt, so ist eine exakte Reproduzierbarkeit der Gefälle bei gleichen Versuchsbedingungen gewährleistet.

Die genannten Luftfeuchtedifferenzen (5% abwärts bis 0,1%, untere Feuchte gleichbleibend 70%) wurden den Tieren bei 10, 22 und 30° C zur Wahl geboten. Mit steigender Temperatur nimmt der die absolute Feuchte bestimmende Dampfdruck über den Kaliumhydroxyd-Lösungen zu. Oberhalb 70% rel. Feuchte und von 10—30° C bleibt aber das Verhältnis des vorhandenen Dampfdruckes zum Sättigungsdruck, also die relative Feuchte, praktisch unverändert (vgl. z. B. SOLOMON 1951, Tabelle 1). Die Luftfeuchte-Differenzen können demnach bei den genannten Temperaturen als identisch angesehen werden. Die Prüfung mit Kobaltthiocyanatpapier bestätigte die Identität der Gefälle bei 10 und 22°C; bei 30° C blieb die Differenz unverändert, alle Werte lagen aber um 3% höher. Es bleibt offen, ob dies einer tatsächlichen Erhöhung der relativen Feuchte entspricht oder auf eine Beeinflussung des Farbwertes durch die Temperatur zurückzuführen ist (die Papiere wurden nach der Exposition in 10, 22 und 30° C in Paraffinöl von 20° C getaucht und sofort bei dieser Temperatur verglichen).

d) Versuchsdurchführung. Um einen möglichen im Raum liegenden „richtenden" Einfluß auszuschalten, wurde die gesamte Versuchsanordnung in der Hälfte der Versuchszeit um 180° gedreht. Zur Ausschaltung einer eventuell in der Versuchskammer liegenden „Vorzugsrichtung" ist die über der höheren Feuchte liegende Kammerhälfte bei Wiederholung des Versuches über die niedere Feuchte gelegt worden. Die Experimente wurden in Dunkelheit während des Tages vorgenommen. Anhaltspunkte für eine jahreszeitliche Beeinflussung der Reaktionen konnten nicht gefunden werden.

Jeder Versuch, Gefälle und Kontrolle ohne Feuchtegefälle, wurde viermal mit jeweils 50 neuen Weibchen durchgeführt. Die Tiere wurden in einem Gemisch aus grob geschrotetem Weizen von 16—18% Wassergehalt und Weizenkeimlingen in einem Kellerraum gezüchtet. Vor Beginn des Experimentes blieben sie für die Dauer

von 16 Std bei den jeweiligen konstanten Versuchstemperaturen in einer relativen Feuchte von 87% ohne Futter und in Dunkelheit.

Die Verteilung der Tiere ist in Abständen von 15 min für die Dauer von 210 min nach Versuchsbeginn kontrolliert worden. Für einen viermal durchgeführten Versuch ergaben sich somit 56 Positionsfeststellungen. Die Versuchsgefäße blieben am gleichen Ort, an dem sich das Gefälle eingestellt hatte, stehen. Nach ihrer Drehung wurden die Zählungen für 30 min unterbrochen, um Zeit für die Wiedereinstellung des Gefälles nach einer möglichen Störung zu lassen. Die Beobachtungen erfolgten mit einem Stereo-Mikroskop (Zeiss), das schwenkbar an einem langen Stativarm befestigt war. Es wurde nur das zu beobachtende Versuchsgefäß beleuchtet, die nicht kontrollierten Gefäße konnten durch Deckkästen lichtdicht abgeschlossen werden. Die Beleuchtung erfolgte mit Monla-Lampe, Tageslichtfilter und vorgestelltem Wasserkolben. Messungen ergaben, daß die Temperatur im Versuchsgefäß während der maximal eine Minute dauernden Zählung unverändert blieb; eine Beeinflussung durch die Lichtrichtung trat nicht auf. Von den 50 Weibchen wurden nur die in der Kammerhälfte mit der tieferen Feuchte laufenden Tiere (die geringere Zahl) sowie die evtl. an der Wandung des Mittellochs sitzenden gezählt.

Für jede Temperatur (10, 22 und 30° C) wurde viermal eine Kontrolle ohne Feuchtegefälle bei 72,5% rel. Feuchte durchgeführt.

e) Auswertung. Aus den 56 Zählungen eines Versuches wurde die durchschnittliche Zahl der Milben (in Prozent) auf der bevorzugten Seite errechnet. Dieser Mittelwert, der als Bevorzugungsindex bezeichnet werden soll, drückt den Grad der Bevorzugung einer Feuchte aus (Spalte 4 der Tabelle 1 für die Gefälle, Spalte 5 für die Kontrollen). Die im Mittelloch festsitzenden Tiere (Mittelwert $\pm$ mittlerer Fehler des Mittelwertes $= 2{,}5 \pm 0{,}3\%$) wurden bei jeder Verrechnung herausgenommen.

Zur statistischen Prüfung der Ergebnisse wurden mit Hilfe des t-Tests verglichen: 1. Der Bevorzugungsindex bei einem bestimmten Gefälle mit jenem der Kontrollversuche ohne Feuchtegefälle (Spalte 6), 2. die Bevorzugungsindices der Gefälle, die man bei gegebener Feuchtedifferenz, aber verschiedener Temperatur erhält (Spalte 7), 3. die Bevorzugungsindices der Gefälle, die man bei gegebener Temperatur, aber verschiedener Feuchtedifferenz erhält (Spalte 8).

Die P-Werte wurden graphisch nach PÄTAU (1943) ermittelt; bei einem P von 0,01—0,0027 ist die Differenz der Mittelwerte schwach gesichert, ist $P < 0{,}0027$, so ist die Differenz gut gesichert.

Die Homogenität der 56 Einzelzählungen auf der bevorzugten Seite eines Versuches wurde mit dem χ^2-Test untersucht (Spalte 9 für die Gefälle, Spalte 10 für die Kontrollen). Die Ermittlung der P-Werte erfolgte graphisch nach PÄTAU (1942). Bei einem P von $>0{,}05$ können die Abweichungen der Einzelzählungen vom Mittelwert (= Bevorzugungsindex) als zufällig angesehen werden.

2. Ergebnis

Im Bereich von 70—75% rel. Feuchte wurden den Mehlmilben bei einer gleichbleibenden unteren Feuchte von 70% Luftfeuchtedifferenzen von 5 — 2,5 — 1 — 0,5 — 0,25 und 0,1% bei 10, 22 und 30° C zur Wahl geboten.

Ein Vergleich der Bevorzugungsindices der Gefälle mit jenen der Kontrollversuche zeigt, daß die Mehlmilbe im Bereich von 70—75% rel. Luftfeuchte bei 10 und 30° C Differenzen bis 0,1% gut gesichert unterscheidet. Entsprechend den Feuchtedifferenzen von 5 — 2,5 — 1 — 0,5 — 0,25 — 0,1% ändern sich die Bevorzugungsindices bei 10° C

von 87,1 — 88,5 — 78,6 — 78,5 — 71,5 nach 61,1%; bei 30° C von 86,7 — 89,6 — 84,2 — 80,6 — 75,9 nach 63,8%. Bei 22° C ist die Unterschiedsempfindlichkeit schwächer; Differenzen abwärts bis 0,5% werden gut gesichert unterschieden. Hier lauten die Bevorzugungsindices von 5 — 2,5 — 1 und 0,5% : 84,2 — 83,2 — 74,8 und 72,5% (Abb. 2).

Vergleicht man die Bevorzugungsindices der Gefälle, die man bei gegebener Feuchtedifferenz, aber verschiedener Temperatur erhält, so wird eine gute Übereinstimmung der Werte bei 10 und 30° C deutlich (Abb. 2,

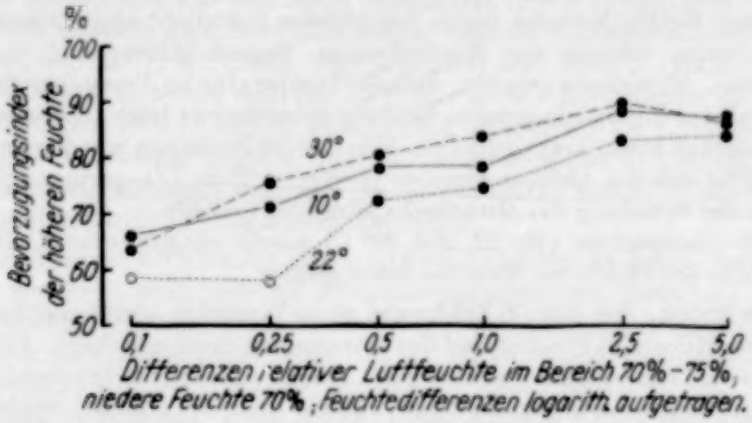

Abb. 2. Die Unterschiedsempfindlichkeit der Weibchen von *Acarus siro* L. im Bereich 70—75% rel. Feuchte bei verschiedenen Temperaturen. Durch unausgefüllte Kreise sind Bevorzugungsindices gekennzeichnet, die von denen der Kontrollen ohne Feuchtegefälle nicht gesichert verschieden sind

Tabelle 1); in beiden Temperaturen liegt der Schwellenwert für die Unterschiedsreaktion bei einer Luftfeuchtedifferenz von 0,1%. Die Bevorzugungsindices steigen von hier etwa parallel bis zu einer Differenz von 2,5% an und bleiben dann bis 5% konstant. Ihre Kurve bei 30° C weicht von der bei 10° C nur bei Differenzen von 1 und 0,25% schwach ab. Die Bevorzugungsindices bei 22° C sind schwächer; ihre Kurve verläuft aber von der Schwelle bei 0,5% bis zur 5%-Differenz etwa parallel mit der von 10 und 30° C. Werden die Bevorzugungsindices der Gefälle von der 5%-Differenz bis zu der von 0,1% miteinander verglichen, so ergibt sich, daß sie bei allen 3 Temperaturen von 5 nach 2,5% unverändert bleiben und von 2,5 nach 1% statistisch gesichert abfallen; von 1 nach 0,5% ändern sie sich mit Ausnahme bei 30° C nicht. Sie sinken gesichert von 0,5 nach 0,25% und weiter nach 0,1% (hier nur bei 10 und 30° C; Tabelle 1).

Die 56 Einzelzählungen der bevorzugten Seite eines bestimmten Gefälles zeigen mit einer Ausnahme bei solchen Gefällen, deren Bevorzugungsindices von denen der gefällefreien Kontrollen gesichert verschieden sind, nur zufällige Abweichungen vom Mittelwert. Nicht homogen sind die ungesicherten Gefällebevorzugungen der Differenzen 0,1 und 0,25% bei 22° C sowie die nächst höhere von 0,5%.

Tabelle 1

1	2	3	4	5	6	7		8			9	10
			Bevorzugungsindex		P für t						P für χ^2	
Versuchs-Nr.	Gefälle — +	Versuchstemperatur °C	Gefälle % +	Kontrolle % +	Gefälle + / Kontrolle +	Gefälle + / Gefälle + Gleiche Feuchte-Differenz und verschiedene Temperatur		Gefälle + / Gefälle + Gleiche Temperatur und verschiedene Feuchte-Differenz			Gefälle	Kontrolle
								10°	22°	30°		
7	70—75	10	87,1	50,7	$< 0{,}0002$	$0{,}028$	$0{,}76^{*}$	$0{,}12$	$0{,}53$	$0{,}035$	$> 0{,}9999$	$0{,}72$
1		22	84,2	60,6	$< 0{,}0002$	$0{,}12$					$0{,}78$	$\sim 10^{-5}$
13		30	86,7	53,5	$< 0{,}0002$						$0{,}82$	$0{,}6$
8	70—72,5	10	88,5	50,7	$< 0{,}0002$	$< 0{,}0002$	$0{,}24$	$< 0{,}0002$	$< 0{,}0002$	$< 0{,}0002$	$> 0{,}9999$	$0{,}72$
2		22	83,2	60,6	$< 0{,}0002$	$< 0{,}0002$					$0{,}84$	$\sim 10^{-5}$
14		30	89,6	53,5	$< 0{,}0002$						$> 0{,}9999$	$0{,}6$
9	70—71	10	78,6	50,7	$< 0{,}0002$	$0{,}016$	$< 0{,}0002$	$0{,}93$	$0{,}23$	$0{,}0008$	$0{,}9985$	$0{,}72$
3		22	74,8	60,6	$< 0{,}0002$	$< 0{,}0002$					$0{,}08$	$\sim 10^{-5}$
15		30	84,2	53,5	$< 0{,}0002$						$> 0{,}9999$	$0{,}6$
10	70—70,5	10	78,5	50,7	$< 0{,}0002$	$< 0{,}0002$	$0{,}035$	$< 0{,}0002$	$< 0{,}0002$	$0{,}001$	$> 0{,}9999$	$0{,}72$
4		22	72,5	60,6	$< 0{,}0002$	$< 0{,}0002$					$0{,}004$	$\sim 10^{-5}$
16		30	80,6	53,5	$< 0{,}0002$						$> 0{,}9999$	$0{,}6$
11	70—70,25	10	71,5	50,7	$< 0{,}0002$	$< 0{,}0002$	$0{,}0025$	$< 0{,}0002$	$0{,}84$	$< 0{,}0002$	$0{,}9998$	$0{,}72$
5		22	58,1	60,6	$0{,}23$	$< 0{,}0002$					$\sim 0{,}0001$	$\sim 10^{-5}$
17		30	75,9	53,5	$< 0{,}0002$						$0{,}28$	$0{,}6$
12	70—70,1	10	66,1	50,7	$< 0{,}0002$	$0{,}0007$	$0{,}15$				$0{,}72$	$0{,}72$
6		22	58,6	60,6	$0{,}42$	$0{,}022$					$< 10^{-10}$	$\sim 10^{-5}$
18		30	63,8	53,5	$< 0{,}0002$						$0{,}08$	$0{,}6$

Die Tiere waren während der Versuchszeit bei allen 3 Temperaturen ständig in Bewegung. Hierdurch ist eine optimale Wahlfreiheit gewährleistet. Bei den meisten in 30° C durchgeführten Gefälleversuchen wurden Zusammenballungen einer mäßigen Zahl von Tieren festgestellt; diese traten nur auf der bevorzugten Seite auf und blieben entweder längere Zeit konstant oder lösten sich bald wieder auf. Es ist klar, daß infolge der auf der Vorzugsseite festsitzenden Tiere, die Zahl derer, die noch „irrtümlich" in die ungünstige Hälfte gelangen kann, etwas verringert wird, d. h. die Indices von 30° C liegen etwas höher als bei absoluter Wahlfreiheit. Auch diese Tatsache spricht für eine Identität der Indiceskurven von 10 und 30° C. Stärkere Zusammenballungen traten bei der Kontrolle in 22° C auf.

Bei solchen Tieren, die die relative Feuchte der Luft registrieren, sind andere Reaktionen zu erwarten, als bei denen, die ihre Verdunstungskraft wahrnehmen. Diese nimmt bei gleichbleibender relativer Feuchte mit steigender Temperatur zu, z. B. entspricht einer relativen Feuchte von 75% bei 10 bzw. 30° C ein Sättigungsdefizit von 2,30 bzw. 7,96 Torr. Wenn daher die Reaktionen eines Tieres bei steigender Temperatur, aber gegebener relativer Feuchte unverändert bleiben, so werden sie wahrscheinlich durch die relative Feuchte der Luft bestimmt; ändern sie sich dagegen in Beziehung zur Verdunstungskraft, so ist anzunehmen, daß sie durch diese geregelt werden.

Die Abb. 2 zeigt, daß die Mehlmilben gleiche Differenzen relativer Luftfeuchte bei 10 und 30° C in derselben Weise beantworten. Der Bevorzugungsindex beträgt bei einer Feuchtedifferenz von beispielsweise 0,5% in beiden Temperaturen etwa 80%. Das Tier muß die „Feuchtigkeit" der Luft mit einem Rezeptor, der die relative Feuchte registrieren kann, wahrnehmen; dieser müßte ähnlich arbeiten, wie eine hygroskopische Substanz, deren Wasseraufnahme und -abgabe der relativen Feuchte proportional ist oder auch wie solche hygroskopischen organischen Stoffe, deren Dimensionsveränderungen der relativen Feuchte folgen (z. B. Längenänderung entfetteter Menschenhaare). Betrachten wir die Reaktionen der Mehlmilbe am eben aufgeführten Beispiel und rechnen die genannten relativen Feuchten in die Verdunstungskraft der Luft um, so resultiert, wenn wir diese als Sättigungsdefizit ausdrücken: Einer 0,5%-Differenz zwischen den relativen Feuchten 70 und 70,5% entspricht bei 10° C eine Sättigungsdefizit-Differenz von 0,04 Torr zwischen 2,76 und 2,72 Torr, bei 30° C von 0,16 Torr zwischen 9,55 und 9,39 Torr. Der absolute Betrag des Sättigungsdefizits liegt demnach bei 30° C um fast 7 Torr höher als bei 10° C. Die Differenz der Sättigungsdefizite zwischen beiden Gefälleseiten ist bei 30° C viermal größer als bei 10° C. Dies gilt entsprechend für die anderen Differenzen. Die Reaktionen der Mehlmilbe müßten bei einem evaporimetrisch funktionierenden Rezeptor bei 30° C wesentlich von denen bei 10° C abweichen. Dies trifft in erhöhtem Maße auch dann zu, wenn man annimmt, daß die Verdunstung des Wassers durch einen Evaporimeter-Rezeptor des Organismus ebenso verläuft, wie

in einem physikalischen System; in diesem nimmt die Verdunstungsrate mit steigender Temperatur bei gegebenem Sättigungsdefizit zu.

Eine evaporimetrische Registrierung der Verdunstungskraft der Atmosphäre ist offenbar bei *Agriotes*-Larven und Larven von *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera) vorhanden. Lees (1943) und Wellington (1949) haben gezeigt, daß die Reaktionen dieser Tiere besser mit der Verdunstungskraft der Luft als mit ihrer relativen Feuchte übereinstimmen. Dies ist wahrscheinlich auch bei einigen anderen Arthropoden der Fall (vgl. Bursell and Ewer 1950, Cloudsley-Thompson 1956, Coulianos 1957).

Aus den in diesem Kapitel besprochenen Versuchen folgt, daß die Verteilung der Mehlmilben im Lagergetreide unabhängig von der Temperatur sein muß und mit der relativen Feuchte der Luft zwischen den Getreidekörnern in Beziehung steht.

C. Die Unterschiedsempfindlichkeit in verschiedenen Feuchtebereichen bei konstanter Temperatur

Die Lebensamplitude der Mehlmilbe erstreckt sich von etwa 70% rel. Feuchte bis in Sättigungsnähe. In dieser Spanne wurden den Tieren bei 10° C vier aufeinander folgende Luftfeuchtedifferenzen von 5% zur Wahl geboten (70—75%, 75—80%, 80—85%, 85—90%). Ergab sich in einem Bereich eine Unterschiedsreaktion, so wurde die 5%-Differenz bei konstanter unterer Feuchte stufenweise bis zur Erreichung des Schwellenwertes verkleinert. Reagierten die Milben dagegen in einem Bereich nicht, so ist sie in analoger Weise bis zum Eintreten einer Unterschiedsreaktion und über diese hinaus vergrößert worden. Für jeden Feuchtebereich wurde auf diese Art der Schwellenwert der Unterschiedsreaktion ermittelt. Man erhält ferner mit größer werdenden Differenzen die von der Schwelle an steigenden Werte der Bevorzugungsindices sowie die Richtung der Reaktion zur höheren bzw. niederen Feuchte.

1. Methodik

Die Experimente wurden im oben abgebildeten Versuchsgefäß durchgeführt. Zur Herstellung und Messung der Luftfeuchten vgl. die Beschreibung im Kapitel B, 1. Für die Kaliumhydroxyd-Lösungen der drei über 75% gelegenen Feuchtebereiche (75—80%, vergrößert über 81, 82,5 auf 85%; 80—85%, vergrößert über 85,5, 86, 87,5 auf 90%; 85—90%) wurden folgende Aräometerwerte ermittelt: 75, 80, 81, 82,5, 85%: 1.181, 1.148, 1.136, 1.125, 1.100; graduelle Abstufung der Farbwerte von 85—80% deutlich, Farbwert für 75% konstant — 80, 85, 85,5, 86, 87,5, 90%: 1.148, 1.100, 1.088, 1.076, 1.051, 1.000; graduelle Abstufung der Farbwerte von 90—85% deutlich, Farbwert für 80% konstant — 85, 85,1, 85,25, 85,5, 86, 87,5, 90%: 1.100, 1.097, 1.095, 1.088, 1.076, 1.051, 1.000; graduelle Abstufung der Farbwerte von 90—85,1% deutlich, Farbwert für 85% konstant, aber nicht mehr von 85,1% zu unterscheiden. Die Differenzen innerhalb der Bereiche sind nur annähernd vergleichbar.

Die Versuche wurden ebenso durchgeführt und ausgewertet wie jene, die im Kapitel B behandelt sind. Zu jedem Feuchtebereich gehörte eine Kontrolle ohne Feuchtegefälle. Sie wurde viermal wiederholt und bei der jeweiligen mittleren Feuchte des betreffenden Bereiches vorgenommen. Die Auswertung wird in Tabelle 2 gebracht. Ihr Aufbau entspricht dem der Tabelle 1. Der Vergleich der Bevorzugungsindices bei verschiedenen Temperaturen (Spalte 7) entfällt hier. Die Zahlen der im Mittelloch festsitzenden Tiere (Mittelwert ± mittlerer Fehler des Mittelwertes) betrugen in 70—75%: 1,6 ± 0,6%, 75—80% (vergrößert bis auf 85%): 21,8 ± 2%, 80—85% (vergrößert bis auf 90%): 12,0 ± 1,5%, 85—90%: 8,6 ± 1,9%.

Zusammenballungen von Tieren fehlten im Bereich 70—75%; in 75—80 und 80—85% traten sie selten und in 85—90% häufiger auf.

2. Ergebnis

Im Bereich 70—75% bevorzugen die Mehlmilben die höhere von zwei gebotenen Feuchten. 87,1% der Tiere ziehen 75% einer Feuchte von 70% vor. Bei Verkleinerung der Differenz auf 2,5, 1, 0,5, 0,25 bzw. 0,1%

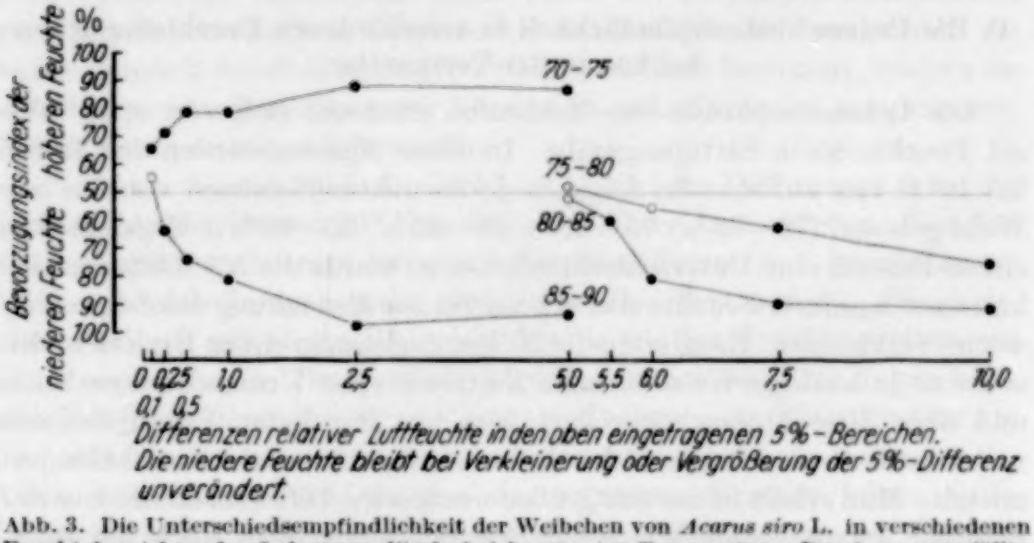

Abb. 3. Die Unterschiedsempfindlichkeit der Weibchen von *Acarus siro* L. in verschiedenen Feuchtebereichen der Lebensamplitude bei konstanter Temperatur. Durch unausgefüllte Kreise sind Bevorzugungsindices gekennzeichnet, die von denen der Kontrollen ohne Feuchtegefälle nicht gesichert verschieden sind

beträgt der Bevorzugungsindex 88,5, 78,6, 78,5, 71,5 bzw. 66,1%. Diese Bevorzugungsindices sind bis zur Differenz von 0,1% von dem der Kontrolle ohne Feuchtegefälle gesichert verschieden (Abb. 3, Tabelle 2).

Im nächst höheren Bereich wird eine 5%- und auch eine 6%-Differenz von den Tieren nicht unterschieden. Erst bei 7,5% Feuchtedifferenz wird der Schwellenwert für die Unterschiedsreaktion erreicht; 62,2% der Tiere suchen hier die niedere Feuchte auf. Bei Erhöhung des Luftfeuchteunterschiedes auf 10% steigt der Index auf 74,7%.

Auch zwischen 80—85% zeigen die Mehlmilben keine Unterschiedsreaktion. Bei einer Differenz von 5,5% bevorzugen erst 59,6% der Tiere die niedere Feuchte. Mit Erhöhung des Luftfeuchteunterschiedes auf

Tabelle 2

1	2	3	4a	4b	5	6	8	9	10
Versuchs-Nr.	Gefälle — +	Versuchstemperatur	Bevorzugungsindex Gefälle % —	Bevorzugungsindex Gefälle % +	Bevorzugungsindex Kontrolle % +	P für t: Gefälle + / Kontrolle +	P für t: Gefälle + / Gefälle +	P für χ^2: Gefälle	P für χ^2: Kontrolle
7	70—75			87,1		$< 0{,}0002$	0,12	$> 0{,}9999$	
8	70—72,5			88,5		$< 0{,}0002$	$< 0{,}0002$	$> 0{,}9999$	
9	70—71			78,6	50,7	$< 0{,}0002$	0,93	0,9985	0,72
10	70—70,5			78,5		$< 0{,}0002$	$< 0{,}0002$	$> 0{,}9999$	
11	70—70,25			71,5		$< 0{,}0002$	$< 0{,}0002$	0,9998	
12	70—70,1			66,1		$< 0{,}0002$		0,72	
38	75—85		74,7			$< 0{,}0002$	$< 0{,}0002$	0,91	
39	75—82,5		62,2		51,7	$< 0{,}0002$	0,008	0,02	0,05
40	75—81		55,2			0,17	0,21	$< 10^{-10}$	
37	75—80	10^0 C		51,9		0,905		0,0006	
25	80—90		90,7			$< 0{,}0002$	0,21	$> 0{,}9999$	
26	80—87,5		89,0			$< 0{,}0002$	$< 0{,}0002$	0,88	
27	80—86		80,6		50,5	$< 0{,}0002$	$< 0{,}0002$	0,997	0,008
28	80—85,5		59,6			$< 0{,}0002$	0,001	$\sim 0{,}0001$	
24	80—85		51,7			0,585		$\sim 10^{-10}$	
30	85—90		93,0			$< 0{,}0002$	0,0004	0,997	
31	85—87,5		96,8			$< 0{,}0002$	$< 0{,}0002$	$> 0{,}9999$	
32	85—86		80,5		55,4	$< 0{,}0002$	0,0004	0,91	
33	85—85,5		73,9			$< 0{,}0002$	$< 0{,}0002$	0,008	$\sim 10^{-10}$
34	85—85,25		63,4			0,0005	0,0015	0,38	
35	85—85,1			55,7		0,915		$< 10^{-10}$	

6, 7,5 bzw. 10% steigt der Bevorzugungsindex für die niedere Feuchte auf 80,6, 89,0 bzw. 90,7%.

Im höchsten untersuchten Feuchtebereich entscheiden sich 93% der Tiere für die niedere Feuchte. Verkleinert man die 5%-Differenz auf 2,5, 1, 0,5 bzw. 0,25%, so ergeben sich Bevorzugungsindices von 96,8, 80,5, 73,9 bzw. 63,4%; der einer Differenz von 0,1% entsprechende Bevorzugungsindex ist jedoch von dem der Kontrolle nicht gesichert verschieden.

Die Versuchsergebnisse zeigen, daß die Mehlmilbe Luftfeuchten von etwa 75 bis 85% tieferen und höheren vorzieht. In dieser Vorzugszone besitzt sie eine geringe Unterschiedsempfindlichkeit; diese wird in den Grenzbereichen nach tieferen Feuchten annähernd 75mal und in den nach

höheren annähernd 22mal größer. Die 90%ige Bevorzugung einer Feuchte ist im unteren Bereich der Vorzugszone bei einer Differenz von 10% noch nicht vorhanden, in ihrem oberen Teil tritt sie bei 7,5% ein. In Feuchten, die über oder unter dieser Zone liegen, wird sie bei 2,5% erreicht.

Die Mehlmilbe hat mit einigen anderen Arthropoden-Arten eine gegen tiefere und höhere Luftfeuchten abgegrenzte Vorzugszone gemeinsam (THOMSON 1938, PERTTUNEN u. ERKKILÄ 1952, PERTTUNEN u. SALMI 1956, BURSELL u. EWER 1950, HUNDERTMARK 1938, 1941, HAFEZ 1953, AZIZ 1957, WEIL 1958, ROTH u. WILLIS 1952, BELOZEROV 1958). Die Unterschiedsempfindlichkeit ist hier geringer als bei Feuchten, die außerhalb dieser Zone liegen (THOMSON 1938). Solche Arthropoden, die streng an hohe Luftfeuchten gebunden sind, zeigen die größte Unterschiedsempfindlichkeit am unteren Ende ihrer mehr oder weniger weit von sättigungsnaher Luft abwärts reichenden Lebensamplitude (LEES 1943, PERTTUNEN 1953, WILLIAMSON 1951, BENZ 1956, HAFEZ 1950, GUNN 1937); dagegen suchen Arten, die an trockenen oder mäßig feuchten Orten leben, über die gesamte Feuchteskala die niedrigste von zwei oder mehr gebotenen Luftfeuchten auf. Ihre Empfindlichkeit nimmt mit steigender Feuchte zu und erreicht in Sättigungsnähe die höchsten Werte; zu ihnen gehören auch die Vorratsschädlinge *Tenebrio molitor* und *Tribolium castaneum* (PIELOU u. GUNN 1940, WILLIS u. ROTH 1950, GREEN 1954, LEES 1948, SMITH 1951, WIGGLESWORTH 1941).

Überträgt man die gewonnenen Ergebnisse auf die Verhältnisse im Getreide, so ergibt sich folgendes: Bei Weizenkörnern, die Wasser aufgenommen haben, stehen Kornwassergehalte von 14, 15 und 16% bei 25° C mit relativen Luftfeuchten von 69, 72 und 76% im Gleichgewicht (ROHRLICH u. BRÜCKNER, p. 63, Abb. 25). Es entspricht somit ein Feuchtigkeitsunterschied von 1% bei Getreide von 14—16% Wassergehalt einer Differenz in der relativen Luftfeuchte von annähernd 3%. Da der Schwellenwert für die Unterschiedsreaktion der Mehlmilbe im Bereich 70—75% mit annähernd 0,1% relativer Luftfeuchtedifferenz bestimmt wurde, können also Verschiedenheiten im Wassergehalt des Getreides von nur 0,03% verteilungsregelnden Einfluß haben. Wassergehalte von 14—16% gehören im Lagergetreide zu den häufigsten Werten. Zwischen Getreidefeuchten von 16 und 20% dürfen bei 2%-Unterschieden im Wassergehalt keine Vorzugsverteilungen erwartet werden. Bei Getreidefeuchten über 20% reagieren die Tiere wieder empfindlicher; es werden Wassergehaltsdifferenzen von 0,1% beantwortet.

Zusammenfassung

1. Im ersten Kapitel werden die Luftfeuchtereaktionen von Weibchen der Mehlmilbe *Acarus siro* L. bei verschiedenen Temperaturen beschrieben. Im Bereich von 70—75% relativer Feuchte werden den

Milben bei 10, 22 und 30° C Differenzen von 5, 2,5, 1, 0,5, 0,25 und 0,1% zur Wahl geboten.

Im zweiten Kapitel sind die Schwellenwerte für die Unterschiedsreaktionen in vier aufeinanderfolgenden Feuchtebereichen (70—75%, 75—80%, 80—85%, 85—90%), die die Lebensamplitude der Mehlmilbe umfassen, dargestellt.

2. Es wird eine Methode zur Herstellung von exakt reproduzierbaren Luftfeuchtegefällen beschrieben.

3. Weibchen der Mehlmilbe, die bei einer lebensgünstigen Feuchte von 87% vorgewöhnt wurden, unterscheiden in den ersten 6 Std im Bereich von 70—75% bei Temperaturen von 10 und 30° C Feuchtedifferenzen bis annähernd 0,1%. Bei 22° C ist die Unterschiedsempfindlichkeit schwächer; hier werden Differenzen bis etwa 0,5% beantwortet (Abb. 2).

4. Bei gegebenen Feuchtedifferenzen erweisen sich die Bevorzugungsindices von 10 und 30° C als nahezu identisch und stärker als jene von 22° C.

5. Die Abnahmen der Indices von der maximalen Bevorzugung der höheren Feuchte bis zur Schwelle der Unterschiedsreaktion verlaufen bei allen 3 Temperaturen parallel (Abb. 2).

6. Die Reaktionen des Tieres werden von der relativen Feuchte der Luft und nicht von ihrer Verdunstungskraft bestimmt.

7. Die Mehlmilbe zieht Luftfeuchten von 75 bis 85% tieferen und höheren vor. In dieser Vorzugszone zeigt sie eine geringe Unterschiedsempfindlichkeit; Differenzen unter 7,5% im unteren Teil dieser Zone und solche unter 5,5% in ihrem oberen Teil werden nicht unterschieden. In den Grenzbereichen nach tieferen und höheren Luftfeuchten werden Unterschiede von etwa 0,1 und 0,25% beantwortet.

Die 90%ige Bevorzugung einer Feuchte ist im unteren Teil der Vorzugszone bei einer Differenz von 10% noch nicht vorhanden, in ihrem oberen Teil wird sie bei 7,5% erreicht. Bei Feuchten, die über oder unter dieser Zone liegen, tritt sie bereits mit einer Differenz von 2,5% ein (Abb. 3).

8. Die Verteilung der Mehlmilben im Lagergetreide wird durch die relative Feuchte der Luft zwischen den Getreidekörnern bestimmt. Von der Temperatur kann sie nicht wesentlich beeinflußt werden.

9. Bei Getreidefeuchtigkeiten von 14—16% kann eine Differenz von annähernd 0,03% im Wassergehalt der Körner Einfluß auf die Verteilung der Mehlmilben haben. Zwischen 16 und 20% Getreidefeuchtigkeit sind bei 2%-Unterschieden im Wassergehalt keine Vorzugsverteilungen zu erwarten. Bei Getreidefeuchtigkeiten über 20% reagieren die Tiere wieder empfindlicher; es werden Wassergehaltsdifferenzen von 0,1% beantwortet.

Literatur

AZIZ, S. A.: The reactions of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (FORSK.), (Orthoptera, Acrididae) to physical factors, with special reference to relative humidity. Bull. ent. Res. **48**, 515—531 (1957).

BELOZEROV, V. N.: The influence of air humidity on the mite *Ornithonyssus bacoti* (HIRST, 1913), (Parasitiformes, Liponyssidae). Ent. Übers. **37**, 47—63 (1958).

BENZ, G.: Der Trockenheitssinn bei Larven von *Drosophila melanogaster*. Experientia (Basel) **12**, 297—298 (1956).

BURSELL, E., and D. W. EWER: On the reactions to humidity of *Peripatopsis moseleyi* (WOOD-MASON). J. exp. Biol. **26**, 335—353 (1950).

CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L.: Studies in diurnal rhythms. VII. Humidity responses and nocturnal activity in woodlice (Isopoda). J. exp. Biol. **33**, 576—582 (1956).

COULIANOS, C.-C.: Temperatur-och evaporationspreferenda hos vissa marklevande insekter. Experiment med *Mecostethus grossus* L. (ORTH.). Ent. Ts. **78**, 265—268 (1957).

GREEN, G. W.: Humidity reactions and water balance of larvae of *Neodiprion americanus banksianae* ROH. and *N. lecontei* (FITCH), (Hymenoptera: Diprionidae). Canad. Ent. **86**, 261—274 (1954).

GUNN, D. L.: The humidity reactions of the wood-louse, *Porcellio scaber* (LATREILLE). J. exp. Biol. **14**, 178—186 (1937).

HAFEZ, M.: On the behaviour and sensory physiology of the house-fly larva, *Musca domestica* L. I. Feeding stage. Parasitology **40**, 215—236 (1950).

— On the behavior and sensory physiology of the house-fly larva, *Musca domestica* L. II. Prepupating stage. J. exp. Zool. **124**, 199—225 (1953).

HUNDERTMARK, A.: Über das Luftfeuchtigkeitsunterscheidungsvermögen und die Lebensdauer der drei in Deutschland vorkommenden Rassen von *Anopheles maculipennis (atroparvus, messeae, typicus)* bei verschiedenen Luftfeuchtigkeitsgraden. Z. angew. Ent. **25**, 125—141 (1938).

— Versuche und Beobachtungen über das Verhalten von *Anopheles maculipennis* bei verschiedener Luftfeuchtigkeit und Temperatur. Z. angew. Ent. **27**, 667 bis 696 (1941).

LEES, A. D.: On the behaviour of wireworms of the genus *Agriotes* ESCH. (Coleoptera, Elateridae). I. Reactions to humidity. J. exp. Biol. **20**, 43—53 (1943).

— The sensory physiology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. J. exp. Biol. **25**, 145—207 (1948).

PÄTAU, K.: Eine neue χ^2-Tafel. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **80**, 558—564 (1942).

— Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen. (Eine neue *t*-Tafel.) Biol. Zbl. **63**, 152—168 (1943).

PERTTUNEN, V.: Reactions of diplopods to the relative humidity of the air. Investigations on *Orthomorpha gracilis*, *Iulus terrestris*, and *Schizophyllum sabulosum*. Ann. Zool. Soc. „Vanamo" **16**, 1—69 (1953).

—, and H. ERKKILÄ: Humidity reaction in *Drosophila melanogaster*. Nature (Lond.) **169**, 78 (1952).

—, and H. SALMI: The responses of *Drosophila melanogaster* (Dipt. Drosophilidae) to the relative humidity of the air. Ann. ent. fenn. **22**, 36—45 (1956).

PIELOU, D. P., and D. L. GUNN: The humidity behaviour of the mealworm beetle, *Tenebrio molitor* L. I. The reaction to differences of humidity. J. exp. Biol. **17**, 286—294 (1940).

ROHRLICH, M., u. G. BRÜCKNER: Das Getreide, Teil 1. Grundl. Fortschr. Lebensmittelunters. **4**. Berlin: A. W. Hayns Erben 1956.

Roth, L. M., and E. R. Willis: Possible hygroreceptors in *Aedes aegypti* (L.) and *Blatella germanica* (L.). J. Morph. **91**, 1—14 (1952).

Smith, A.: The effect of relative humidity on the activity of the tropical rat flea *Xenopsylla cheopis*. Bull. ent. Res. **42**, 585—599 (1951).

Solomon, M. E.: Control of humidity with potassium hydroxide, sulphuric acid or other solutions. Bull. ent. Res. **42**, 543—554 (1951).

— Estimation of humidity with cobalt thiocyanate papers and permanent colour standards. Bull. ent. Res. **48**, 489—506 (1957).

Thomson, R. C. M.: The reactions of mosquitoes to temperature and humidity. Bull. ent. Res. **29**, 125—140 (1938).

Weil, E.: Zur Biologie der einheimischen Geophiliden. Z. angew. Ent. **42**, 173—209 (1958).

Wellington, W. G.: The effects of temperature and moisture upon the behaviour of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* Clemens (Lepidoptera: Tortricidae). I. The relative importance of graded temperatures and rates of evaporation in producing aggregations of larvae. Sci. Agric. **29**, 201—215 (1949).

Wigglesworth, V. B.: The sensory physiology of the human louse *Pediculus humanus corporis* de Geer (Anoplura). Parasitology **33**, 67—109 (1941).

Williamson, D. I.: Studies in the biology of Talitridae (Crustacea, Amphipoda): Effects of atmospheric humidity. J. Marine Biol. Assoc. United Kingdom **30**, 73—90 (1951).

Willis, E. R., and L. M. Roth: Humidity reactions of *Tribolium castaneum* (Herbst). J. exp. Zool. **115**, 561—587 (1950).

Dr. Willi Knülle, Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Institut für Vorratsschutz, Berlin-Dahlem, Königin Luise-Straße 19

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 44, 478—486 (1961)

From the Department of Zoology, Sri Venkateswara University, Tirupati; A. P., India

A COMPARATIVE STUDY OF THE ARACHNID CUTICLE

II. CHEMICAL NATURE*

By

A. KRISHNAKUMARAN

(Received February 19, 1961)

Introduction

The demonstration of the role of sulphur in the hardening of the cuticle in a scorpion, *Palamnaeus (Heterometrus) swammerdami* (KRISHNAN 1953) has indicated a diversity in the mode of hardening of the arthropod cuticles. Earlier LAFON (1943) reported the occurrence of sulphur in the cuticles of *Xiphosura*. Based on the sulphur content he suggested that the cuticular proteins in this form resemble the vertebrate keratins. RICHARDS (1956) confirmed the presence of sulphur in this form but concluded that most of the sulphur present is in the form of inorganic salts. TIEGS and MANTON (1958) considered that the occurrence of sulphur in the cuticles may be characteristic of the chelicerate subphylum. HUGHES (1959) reported the occurrence of sulphur in the cuticle of the tick, *Acarus (Tyroglyphus) siro* and considers that this sulphur might play a role in the binding of chitin and protein fibres. Further, the presence of sulphites inhibits the autoxidation of hydroquinone (JAMES and WEISSBERGER 1939). Agreeing with RICHARDS (1956) that some of the sulphur occurs as sulphites what effect it has on phenolic tanning in such cuticles is little known. With a view to elucidate a few of these features the cuticles of five different arachnids have been chosen for the present study. The results pertaining to structure and staining properties have been presented earlier (KRISHNAKUMARAN 1961a).

Materials and methods

Thelyphonus (Pedipalpi), *Rhipicephalus* (Acarina), *Argiope* (Aranaea), *Galeodes* (Solifugae) and *Carcinoscorpius* (Merostomata) have been used in the present investigation.

For the histochemical investigations the routine tests have been used. (For procedures see LISON (1953) and PEARSE (1954)). Xanthoproteic, Millon's and Biuret tests were employed for the identification of proteins. Chitosan reaction for chitin; ninhydrin for amino acids; Sudan dyes for lipids; Azide-iodine reaction

* Forms part of a thesis submitted to the University of Madras for the award of the degree of doctor of philosophy.

(FEIGL 1954) for sulphur; Baker's test, Ferric chloride reaction and also argentaffin-reaction for aromatic substances particularly the phenolic substances; were amongst the few tests employed during the present study. In addition diazo-benzene-sulphonic acid and phosphomolybdic acid reactions have been applied for the histochemical studies.

Acid hydrolysis was done by heating at 110° C with 6N hydrochloric acid in a sealed tube. (However such a treatment does not digest the cuticle in *Carcino-scorpius* completely.) The cuticle has been cleaned of all the attached tissues before hydrolysis.

The histochemical reactions were performed on fresh or gelatin embedded frozen sections. For the latter the cuticle has been fixed in 5% formaldehyde and was impregnated and embedded in gelatin. The gelatin blocks were hardened in formalin.

Observations

a) Thelyphonus. The cuticle as described elsewhere (1961a) is constituted of an epicuticle, coloured exocuticle, a mesocuticle and an endocuticle the last of which is further subdivided into two regions. The histochemical reactions indicate that epicuticle is a nonchitinous, lipo-protein layer while the exocuticle, mesocuticle and endocuticle are made up of chitin-protein complex. The pigmentation of the cuticle is partly due to the occurrence of melanins as is evident from the partial bleaching obtained by treatment with ethylene chlorhydrin as well as hydrogen peroxide and acidified potassium permanganate solution. Phenolic tanning appears to be partly responsible for the pigmentation as indicated by the chromophobic nature, the effect of detanning agents such as alkaline stannite as well as the amber colouration. The meso-cuticle which is acidophilic is rich in proteins containing tyrosine (strong positive xanthoproteic and Millon's reactions) and phenolic and lipidal substances (positive argentaffin, Baker's and Sudan reactions) thereby resembling a transitory stage described in *Schistocerca* (SCHATZ 1952) and *Periplaneta* (DENNELL and MALEK 1955). The endocuticle is evidently the unmodified procuticle it being composed of chitin-protein complex. The cuticle in *Thelyphonus* does not give any indication of the presence of sulphur.

The histochemical and other reactions are summarized in Table 1.

b) Rhipicephalus. The abdominal cuticle of female tick differs from that of *Thelyphonus* in the absence of a pigmented exocuticle. Thus there are outer and inner epicuticle, mesocuticle and endocuticle (cf. KRISHNAKUMARAN 1961a). The fundamental pattern of the arthropod cuticle is however maintained. The epicuticle is a non-chitinous, lipo-protein layer while the lamellated portions are derived from the chitin-protein complex procuticle. Although there is no evidence of tanning in the abdominal cuticle of the female tick, in the scutellum the cuticle is amber coloured and also gives evidence for the occurrence of phenolic

Table 1. *Histochemical and other reactions of the abdominal tergite cuticle in Thelyphonus*

	Epicuticle		Exocuticle	Meso-cuticle	Endo-cuticle
	Outer	Inner			
Mallory's	Unstained		Unstained	Red	Blue
Acidified $KMnO_4$	— — —	— — —	Partly bleached	— — —	— — —
H_2O_2	— — —	— — —	Partly bleached	— — —	— — —
Ethylene chlorhydrin	— — —	— — —	Partly bleached	— — —	— — —
H_2SO_4 conc. 70° C	— — —	— — —	Dissolves	Dissolves	
Cold conc. acid	— — —	— — —	— — —	Dissolves	
Xanthoproteic	+	+ +	+ +	+ + +	+ +
Millon's	?	?	?	+ +	—
Biuret	?	?	?	+ +	+ +
Chitosan	—	—	+ +	+ +	+ +
Ninhydrin	—	—	—	—	—
Argentaffin	+	+	+ +	+ + +	—
Sudan black B	+	+ ve	?	+	—
Baker's test	+	+	?	+	—
Azide-iodine reaction	—	—	—	—	—

— — — Indicates the absence of any action; + Indicates positive reaction; — Indicates a negative reaction; ? The colour reaction is masked by the pigmentation.

tanning. Even in the abdominal cuticle there is indication of the preparation of a portion of the procuticle for phenolic hardening. This is evident from the presence of Millon's and Xanthoproteic positive protein together with positive Sudan and Argentaffin reactions (see Table 2). There is some evidence to suggest that the inhibition of tanning may be due to the formation of resorcinol which is known to competitively inhibit the phenolase (DENNELL 1958). Positive diazobenzene-sulphonic acid and phosphomolybdic acid reactions (see FEIGL 1954) indicate the presence of this compound in the cuticle. Another noteworthy feature is the presence of sulphur atleast in the epicuticle. Further the resistence of the epicuticle to alkali is presumably due to the stabilisation by sulphur. Evidence for such a view is obtained by the disruption of isolated epicuticles in alkaline sodium sulphide solution (BROWN 1950). Thus the epicuticular proteins resemble the keratins in this respect.

c) Argiope. From a perusal of the table 3 it is evident that the epicuticle is a non-chitinous lipoprotein layer while the exocuticle, mesocuticle and endocuticle are all chitinous. A feature that calls our attention is the metachromatic staining of the mesocuticle with thionin. Although the azide-iodine reaction is strong the sulphur does not seem to play a role in the hardening of the cuticle. The alkaline sulphide

Table 2. *Histochemical and other reactions of the abdominal cuticle in female Rhipicephalus*

	Epicuticle		Meso-cuticle	Endo-cuticle
	Outer	Inner		
Mallory's	Blue	Red	Red	Blue
Dilute acid	— — —	— — —	— — —	Partly dissolved
Cold conc. acid	— — —	— — —	Dissolves	
Saturated KOH at 65° C	— — —	— — —	— — —	— — —
Xanthoproteic	+	++	+++	++
Millon's	—	+	+	—
Chitosan	—	—	++	++
Argentaffin	+	+	++	—
Sudan dyes	+	+	+	—
Sodium azide-iodine reaction	+	+	—	—
Diazo-benzene-sulphonic acid test	+	+	+	+
Phosphomolybdic acid reaction	—	—	+	+ ve
Mallory's after treatment with dilute acid	Blue	Red	Blue	Blue

+ ve Indicates a faint positive reaction.

Table 3. *Tabular summary of the histochemical reactions of the cuticle from the prosoma of the spider, Argiope*

	Epicuticle		Exocuticle	Meso-cuticle	Endo-cuticle
	Outer	Inner			
Mallory's	Blue	Red	Unstained	Red	Blue
Thionin	Blue	Blue	Unstained	Violet	Unstained
Dilute acid	— — —	— — —	— — —	— — —	— — —
Hot concentrated acid	— — —	— — —		Dissolves	
Alkaline sodium sulphide	— — —	— — —	— — —	— — —	— — —
Xanthoproteic	+	++	+++	+++	+
Millon's	—	+	+	+	—
Chitosan	—	—	+	+	+
Ninhydrin	—	+	+	+	—
Argentaffin	+	+	++	+	—
Sudan black B	++	+	—	+	—
Azide-iodine reaction	—	+	+	+	+
Azide-iodine reaction after treating with 10% KOH for 24 hrs	—	—	—	—	—
Baker's test	+	+	+	+	+
Sullivan's reaction	—	—	—	—	—
Alkaline pyrogallol	—	—	—	—	—

solution does not disrupt the cuticle, the acid hydrolysate does not show any significant quantities of sulphur-containing amino acids, Sullivan's reaction for sulphydryl groups is negative and the azide-iodine reaction is negative after extraction of the cuticle with 10% potassium hydroxide for 24 hours at room temperature. Thus sulphur seems to be in inorganic form or partly as acid mucopolysaccharides as

indicated by the metachromatic staining of the mesocuticle. Such acid mucopolysaccharides are shown to occur in the cuticles of some crustaceans (MEENAKSHI and SHEER 1959). At least in the prosomatic cuticle there is an exocuticle which unlike in the other forms is colourless. That this exocuticle is the product of phenolic hardening and that the mesocuticle is a part of the procuticle prepared for tanning are shown by the histochemical tests summarised in Table 3.

d) Galeodes. The cuticle in this form differs from the foregoing in the absence of an exocuticle except at the tip of the chelicera. The fundamental division of the cuticle into the nonchitinous epicuticle and the chitin-protein complex lamellated layer is met with. However the epicuticle shows certain distinctive features. It is resistant to the action of hot concentrated acid for 24 hours and stains in Mallory's after such a treatment in the same way as an untreated cuticle does. The mesocuticle in this form is also peculiar. This layer is negative to Baker's and ninhydrin reactions and also to the Sudan dyes. In addition Millon's and α-Nitroso-β-Naphthol-reactions are altogether negative in the entire cuticle. Further the acidophily of this layer is easily removed by treating the cuticle with alkaline sodium sulphide solution and less effectively by treating with dilute solutions of alkalies.

The azide-iodine reaction is very strong and is extensive it being positive through out the cuticle. Even in concentrated acid treated cuticles a weak azide-iodine reaction is obtained. Thus it appears that sulphur occurs in the cuticle and that this sulphur can not be easily removed. Alkaline sulphide solution does not disrupt the cuticle but removes the acidophilic material from the mesocuticle. It can disrupt isolated epicuticles. Acid hydrolysate of the cuticle gives a positive Gomori's tetrazolium reaction for cystine. On the basis of these reactions it is surmised that the sulphur might play a role in the binding together of the cuticular constituents. The results of the histochemical tests are summarised in Table 4.

e) Carcinoscorpius. The cuticle of this genus has been the subject of study of a few earlier workers (LAFON 1943; RICHARDS 1956). As is evident from the accompanying table (Table 5) the epicuticle is a nonchitinous lipoprotein layer while the lamellated layer is a chitin-protein complex. As in *Galeodes* there is no exocuticle and the mesocuticle is not impregnated with tyrosine-rich proteins and lipids. The alkaline pyrogallol reaction of the mesocuticle and the endocuticle is unique amongst the arachnids under the present investigation. This calcification may be correlated with the aquatic habitat and the availability of calcium salts in abundance in the environment.

Another feature is the positive azide-iodine reaction and the persistence of sulphur even in chitosan preparations. Further a slight amount

Table 4. *Histochemical reactions of the cuticle from the prosoma of Galeodes*

	Epicuticle		Meso-cuticle	Endo-cuticle
	Outer	Inner		
Mallory's	Blue	Red	Red	Blue
Mallory's after treating with dil. acid for 24 hours	Blue	Red	Red	Blue
Mallory's after alkaline sulphide solution	Blue	Red	Blue	Blue
Mallory's after 10% KOH at 60° C for 2 days	Blue	Red	Blue	Blue
Xanthoproteic	—	++	++	+
Millon's	—	—	—	—
Chitosan	—	—	+	+
Ninhydrin	—	—	—	+
Argentaffin	+	+	+	—
Sudan black B	+	+	—	—
Azide-iodine reaction	—	+	+	+
Azide-iodine after treating with cold conc. acid	—	+ ve	+ ve	+ ve
Baker's test	—	—	—	+

Table 5. *Tabular summary of the histochemical reactions on the cuticle in Carcinoscorpius*

	Epicuticle		Meso-cuticle	Endo-cuticle
	Outer	Inner		
Mallory's	Blue	Unstained	Red	Blue
Masson's	Green	Unstained	Red	Green
Xanthoproteic reaction	+	++	+++	++
Millon's	—	+ ve	+ ve	—
Xanthoproteic on chitosan preparations	—	+ ve	+ ve	+ ve
Sudan black B	++	+	—	—
Azide-iodine reaction	+	+	+	+
Azide-iodine reaction after treatment with KOH at 160° C for 4 hours	—	+ ve	+ ve	+ ve
Alkaline pyrogallol reaction	—	—	+	+

of protein is retained even in the chitosan preparations and this protein could be extracted by treatment with alkaline sodium sulphide solution. The azide-iodine reaction is considerably reduced by treatment with dilute acid. Thus we might conclude with RICHARDS (1956) that sulphur is mainly in inorganic form as indicated by the ease with which it can be extracted with dilute acid. But at least a small part of this sulphur appears to be bound with chitin or the protein and presumably helps in the binding of the chitin and proteins of the cuticle.

Discussion

From the foregoing observations it is evident that the fundamental pattern of the arachnid cuticle conforms to the one known in insects

and crustaceans. As in the latter there is a chitin-free thin, lipoprotein epicuticle which is variously subdivided (cf. KRISHNAKUMARAN 1961a). Although in the present investigation X-ray diffraction methods were not used, the colour reactions used showed that the chitin is limited to the lamellated layers unlike in the scorpion (KRISHNAN 1956). Hence the occurrence of chitin in the epicuticle is by no means universal. As already shown even among scorpions this feature is not widespread (KRISHNAKUMARAN 1960).

One salient feature of the arachnid cuticle is the mesocuticle. This acidophilic lamellated layer is a transitory phase in insects while in the arachnids it persists even in the intermoult stage cuticles. Further this layer in *Galeodes* and *Carcinoscorpius* does not appear to be similar to that of *Thelyphonus*, *Rhipicephalus* and *Argiope*. While in the latter this layer is apparently impregnated with prosclerotin and lipids, in the former this layer does not react positive for these substances. Another feature is that in the latter group of forms alone is there evidence of the occurrence of phenolic tanning while in the former such evidence is lacking. Whether the mesocuticle in these forms is homologous or not is to be considered. The persistence of mesocuticle may be because of the inhibition of the formation of quinones. This is possible in two ways; either by the competitive inhibition of phenolase by resorcinol (DENNELL 1958) or by the inhibition of autoxidation of semiquinones by sulphites and other compounds (JAMES and WEISSBERGER 1939). The foregoing observations indicate that both these types of inhibition may be involved. There is evidence of the formation of resorcinol in *Thelyphonus*, *Rhipicephalus* and *Argiope* while in the other two forms there is evidence of the presence of inorganic sulphur compounds such as sulphites.

Another feature of the arachnid cuticle is the presence of sulphur and its importance in the hardening of the cuticle. LAFON (1943) reported the presence of sulphur in the cuticle of *Xiphosura*. KRISHNAN (1953) demonstrated its role in the hardening of the cuticle. HUGHES (1959) and KRISHNAKUMARAN (1959, 1961b) had suggested that sulphur might be involved in the binding of protein fibres with the chitin micelle. The occurrence of sulphur in the cuticles though wide spread is not universal. Sulphur is altogether absent from the cuticle of *Thelyphonus* and in this form phenolic hardening is extensive, which results in the formation of a distinct exocuticle in all regions of the body except the intersegmental membrane. In *Rhipicephalus* sulphur occurs in small traces and seems to be limited to the epicuticle. In this form the exocuticle is limited to the scutellum and the mesocuticle is extensive. In *Argiope* there is evidence of the occurrence of sulphur in all the layers of the cuticles and some of it seems to be in the form of acid mucopolysaccharides. However

a greater part of it occurs as inorganic salts. And there is no indication of the sulphur bonds. The exocuticle is found only in the prosoma and is colourless. In *Galeodes* and *Carcinoscorpius* the sulphur is abundant and some of it is in the form of inorganic salts. However at least some of it is involved in the stabilization of chitin and protein chains. In *Galeodes* as also in the tick, even the protein is hardened by sulphur bonds although such hardening seems to be limited to the epicuticle.

Thus the arachnids under the present study could be arranged in a series with increasing amounts or importance of sulphur: *Thelyphonus*, *Rhipicephalus*, *Argiope*, *Galeodes* and *Carcinoscorpius*. TIEGS and MANTON (1958) suggested that the presence of sulphur in the cuticle may be a characteristic of the chelicerate subphylum. However recently JEUNIAUX and KRISHNAKUMARAN (1961) observed the presence of sulphur in the cuticle of an insect, *Gryllus* and even earlier the presence of sulphur containing amino acids has been reported from the cuticles of crustaceans (see KRISHNAKUMARAN 1961 b). Hence the presence of sulphur in the cuticle may not be a special feature of Arachnida. But its presence in a great variety of arachnids (*Charmus*, *Iomachus*, *Buthus* and *Phrynicus* have also been tested) may be associated with the fact that these forms have not changed much since their first appearance in the geological past. Thus it may be presumed that the original arthopod ancestor had sulphur in its cuticle and as phenolic tanning became more important sulphur was replaced by quinones.

Summary

1. The cuticles of *Thelyphonus*, *Rhipicephalus*, *Argiope*, *Galeodes* and *Carcinoscorpius* have been studied. There is a nonchitinous, lipoprotein epicuticle and a chitin-protein complex procuticle.

2. There is evidence of phenolic tanning in *Thelyphonus*, *Rhipicephalus*, *Argiope* and also the tip of the chelicera in *Galeodes*.

3. There is a portion of the lamellated layer prepared for tanning but is not hardened: the mesocuticle. The possible causes for the formation of mesocuticle are discussed.

4. Sulphur occurs in the cuticles of *Rhipicephalus*, *Argiope*, *Galeodes*, and *Carcinoscorpius*. In the latter two, available evidence indicates the occurrence of sulphur bonds. The significance of the occurrence of sulphur is discussed.

References

BROWN, C. H.: A review of the methods available for the determination of the types of forces stabilising structural proteins in animals. Quart. J. micr. Sci. **91**, 331—339 (1950).

DENNELL, R.: The hardening of insect cuticles. Biol. Rev. **33**, 178—196 (1958).
—, and S. R. A. MALEK: The cuticle of cockroach *Periplaneta americana*. III The hardening of the cuticle: impregnation preparatory to phenolic tanning. Proc. Roy. Soc. B. **143**, 414—426 (1955).
FEIGL, F.: Qualitative analysis by spot tests. New York: Elsevier Publ. Co. 1954.
HUGHES, T. E.: The cuticle of *Acarus siro* L *(Tyroglyphus Farinae)*. J. exp. Biol. **36**, 363—368 (1959).
JAMES, T. H., and A. WEISSBERGER: Oxidation processes. XIII. Inhibitory action of sulphite and other compounds on the autoxidation of hydroquinone and its homologue. J. Amer. chem. Soc. **61**, 442—453 (1939).
JEUNIAUX, CH., and A. KRISHNAKUMARAN: Unpublished data. 1961.
KRISHNAKUMARAN, A.: Studies on the integument of arachnida. Thesis, Madras University, 1959.
— The early post-moult cuticle in *Buthus*. Quart. J. micr. Sci. **101**, 433—438 (1960).
— A comparative study of the arachnid cuticle. I. Structure and staining properties. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. (1961a, in press).
— The arthropod cuticle. Pres. col. zool. Mag. **8**, 23—38 (1961b).
KRISHNAN, G.: On the cuticle of the scorpion *Palamnaeus swammerdami*. Quart. J. micr. Sci. **94**, 11—22 (1953).
— The nature and composition of the epicuticle in some arthropods. Physiol. Zool. **29**, 324—337 (1956).
LAFON, M.: Sur la structure et la composition chimique du tegument de la Limule *(Xiphosura polyphemus)*. Bull. L'Inst. Oceanogr., No 850 (1943).
LISON, L.: Histochimie animale. Paris: Gauthier Villars 1953.
MEENAKSHI, V. R., and B. T. SHEER: Acid mucopolysaccharides of the crustacean cuticle. Science **130**, 1189—1190 (1959).
PEARSE, A. G. E.: Histochemistry theoretical and applied. London: Churchill 1954.
RICHARDS, A. G.: Studies on arthropod cuticle. XII. Ash analysis and microincineration. J. Histochem. Cytochem. **4**, 140—152 (1956).
SCHATZ, L.: The development and differentiation of the arthropod procuticle: staining. Ann. entomol. Soc. Amer. **45**, 678—686 (1952).
TIEGS, O. W., and S. M. MANTON: Evolution of the arthropods. Biol. Rev. **33**, 255—337 (1958).

Dr. A. KRISHNAKUMARAN, Department of Zoology, Sri Venkateswara University; Tirupati, A. P. India

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 44, 487—508 (1961)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität in München

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE CHEMISCHE ZUSAMMENSETZUNG EINIGER INSEKTENFETTE*

Von

GERD ALBRECHT

Mit 6 Textabbildungen

(Eingegangen am 3. März 1961)

Inhalt

Seite

Einleitung und Problemstellung 487
Material und Methoden 488
Ergebnisse der Untersuchungen 490
1. Analysen des Körperfettes von Bienen 490
2. Analysen des Körperfettes einiger anderer Insekten 495
Diskussion 500
Summary 505
Literatur 507

Einleitung und Problemstellung

Über die chemische Zusammensetzung der Insektenfette ist relativ wenig bekannt (Zusammenfassungen bei HILDITCH 1949, DEUEL 1957, TIMON-DAVID 1928b). Der Hauptgrund hierfür liegt wohl in der Durchführung der Fettanalysen selbst, die sowohl mit chemischen wie mit histologischen Methoden verhältnismäßig schwierig ist. Außerdem steht das zur Untersuchung notwendige Rohfett von Insekten vielfach nicht in genügender Menge zur Verfügung, und eine Trennung von Organlipiden, Speicherfett und fettverwandten Zellprodukten, z. B. Insektenwachse, ist deshalb nicht möglich. Trotzdem konnten einige Autoren wertvolle Ergebnisse mit solchen Analysen erlangen und einen Überblick über die chemische Beschaffenheit von Insektenfetten geben (BACHSTEZ und ARAGON 1942, HASTINGS und PEPPER 1944, IYER und AYYER 1931, COLLIN 1933, JANOT und FAUDEMAY 1937).

Diese Untersuchungen geben also die Zusammensetzung von Mischfetten wieder. Die Ergebnisse können jedoch mit denen der Fette

* Frau Professor Dr. R. BEUTLER danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit und für ihre wertvollen Ratschläge. Ebenso danke ich Herrn Professor Dr. H. AUTRUM, der mir nach dem Tode von Frau Prof. Dr. R. BEUTLER die Fortführung meiner Arbeit am Zoologischen Institut der Universität München ermöglichte, und Herrn Professor Dr. E. KLENK vom Chemisch-Physiologischen Institut der Universität Köln für seine wertvollen Ratschläge bei der Zusammenstellung der Methoden in dieser Arbeit.

anderer Insektenarten, die unter verschiedenen Bedingungen leben, verglichen werden. Auf Grund verschiedener Ernährung und Ökologie können in Analogie zu den Säugetieren wesentliche Unterschiede in der Fettzusammensetzung auch bei den Insekten erwartet werden (COLLIN 1933, MANUNTA 1933, BACHSTEZ und ARAGON 1942). Daher sollte untersucht werden, ob und wie sich der Fettkörper mit fortschreitendem Alter ändert (MAURIZIO 1959), und ob er in seiner qualitativen und quantitativen Beschaffenheit Umwandlungen erfährt (TIMON-DAVID 1928a), da auch die Lebensweise in Abhängigkeit vom Milieu, die Jahreszeit und vor allem die Tätigkeit von großem Einfluß auf den Insektenstoffwechsel und damit auf die Zusammensetzung der Körperbestandteile ist (SLIVER 1930, MAURIZIO 1959). Sogar bei verschiedenen Geschlechtern konnten GIROL und GIROL (1943) hinsichtlich der chemischen Zusammensetzung des Körperfettes Unterschiede beobachten.

Untersuchungen bei Insekten verschiedener Altersstufen und Entwicklungsstadien bzw. physiologischer Zustände sowie verschiedener Ernährungszustände und Tätigkeiten erschienen besonders bei Bienen *(Apis mellifica L.)* zweckmäßig (MAURIZIO 1959). Ihnen wurden typische Vertreter aus anderen Insektenordnungen gegenübergestellt, deren Ernährung und Stoffwechsel grundlegend verschieden sind.

Material und Methoden

Das Material wurde aus Laborzuchten entnommen. Untersucht wurden Imagines folgender Arten:

1. *Apis mellifica L.* verschiedenen Alters und verschiedener physiologischer Zustände, und zwar frischgeschlüpfte Bienen aus gedeckelten Brutwaben im April, Baubienen von der Bautraube eines mittelstarken Volkes, im August Flugbienen, also kurzlebige Sommerbienen (MAURIZIO 1959), und Winterbienen im Januar. Bei den Bau-, Flug- und Winterbienen wurde zur Ausschaltung des eventuell im Darm befindlichen Pollenfettes der Darm der Tiere herauspräpariert sowie der an den Tieren haftende Pollen und die „Höschen" entfernt. Zur Untersuchung gelangten jeweils etwa 1000 Bienen.
2. Frischgeschlüpfte *Calliphora erythrocephala Meig.*, (etwa 2000 Tiere)
3. Etwa 500 frischgeschlüpfte Imagines von *Tenebrio molitor L.*
4. 75 erwachsene Tiere von *Schistocerca gregaria Forsk.*

Das Material wurde bei —12° C eingefroren, nach kurzer Vortrocknung im Mörser zerstampft und zerrieben, so daß ein Pulver entstand, aus dem das im Gewebe enthaltene Wasser bei der Trocknung quantitativ entfernt werden konnte, und das bei der Extraktion eine genügende Oberfläche hatte und so ein quantitatives Herauslösen des Körperfettes gestattete.

Die Trocknung erfolgte an der Vakuumpumpe bei etwa $5 \cdot 10^{-2}$ Torr. Nach der Bestimmung des Trockengewichtes wurden dann die Körperfette und Lipoide in einem Soxhlet-Apparat mit wasserfreiem, peroxydfreiem und frischdestilliertem Äther und ebensolchem Chloroform je 8—10 Std quantitativ extrahiert.

Aus dem *Gesamtlipidextrakt* wurden die Wachse und Lipoide nach der Methode von BLOOR und SNIDER (1930) mit Aceton und alkoholischer, gesättigter $CaCl_2$-

Lösung abgetrennt. Der methodische Fehler bei der Bestimmung von Lipoid- und Fettanteil am Gesamtlipidextrakt wurde aus sieben Doppelbestimmungen (nach WEBER, E. 1957, S. 67) zu unter 1% errechnet.

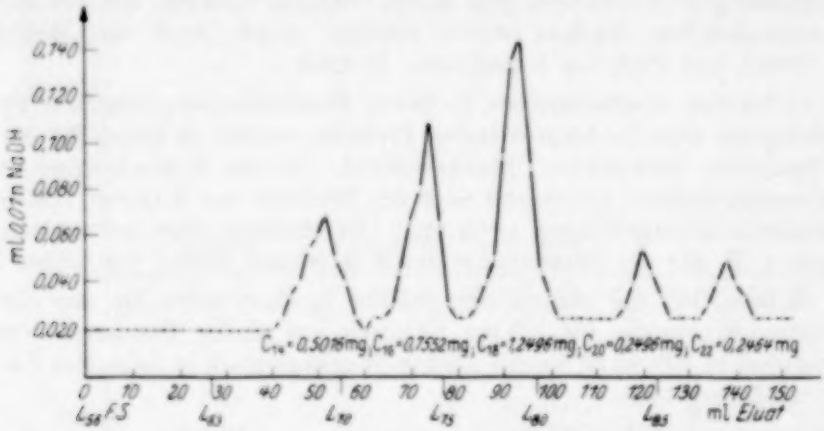

Abb. 1. Kurve zur chromatographischen Trennung eines 5-Stoff-Test-Gemisches

Aus dem Lipoidanteil der Gesamtlipide wurde der *Phosphatgehalt* spektralphotometrisch nach der Methode von FISKE und SUBBAROW (1925) in je zwei Doppelbestimmungen aus zwei getrennten Einwaagen bestimmt, und — mit dem Faktor 23, 57 (KAUCHER 1944) multipliziert — der Phosphatidanteil als Lecithin berechnet. Der methodische Fehler berechnete sich zu etwa 2%.

Von dem Fett wurden dann folgende Kennzahlen bestimmt:

a) Die *Jodzahl JZ* nach ROSENMUND und KUHNHENN (1923) mit Pyridinsulfatdibromid und Natriumarsenit (etwa 2% Fehler).

b) Die *Säurezahl SZ* nach der Mikromethode von GROSSFELD (1931) mit 0,02 n alkoholischer Kalilauge und Alkaliblau 6 B als Indikator (etwa 1% Fehler).

c) Die *Verseifungszahl VZ* nach der Mikromethode von GORBACH (1944). (Mittlerer Fehler etwa 3%).

Die *Esterzahl* wurde rechnerisch aus der VZ und der SZ nach EZ = VZ — SZ gewonnen.

Das *Unverseifbare UV* wurde in Anlehnung an die Methode von GORBACH (1944) mit Petroläther:Äther (1:1, *v:v*) bestimmt und blieb in allen Fällen unter 1% der Fetteinwaage.

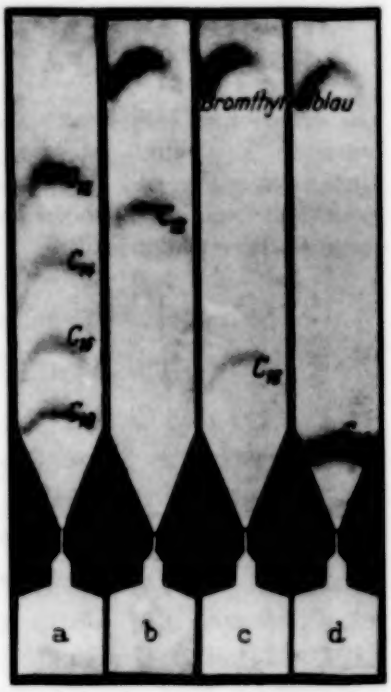

Abb. 2a—d. Papierchromatographische Trennung von Fettsäuren aus den Eluaten der Säulenchromatographie. a Testfettsäuren C_{18}, C_{16}, C_{14} und C_{12}; b—d Fettsäuren aus einer Fettsäureanalyse von *Apis mellifica L.*, und zwar C_{12}, C_{16} und C_{18}

Die Verseifung wurde nach allgemeinen Vorschriften (HOPPE-SEYLER / THIERFELDER 1955, HENRIQUES 1895 und 1897) durchgeführt, die Fettsäuren mit 2 n H_2SO_4 freigesetzt und mit Petroläther:Äther (1:1, *v:v*) isoliert und anschließend sofort mit Hilfe der Tiefkühlkristallisation unter Verwendung der Harnstoffeinschlußverbindungen nach der Methode von LEUPOLD und EBERHAGEN (1958)

in ihre gesättigten und ungesättigten Anteile getrennt. Der mittlere Fehler betrug etwa 2%.

Die *Ungesättigten-Fraktion* und auch die *Gesättigten-Fraktion*, die noch geringe Teile ungesättigter Fettsäuren (vor allem Ölsäure) enthielt, die bei der säulenchromatographischen Analyse stören würden, wurde nach der Methode von ADAMS (1922) mit PtO_2 als Katalysator hydriert.

Die hydrierten, kristallisierten, in einem Meßkolben eingewogenen Fettsäuren der Gesättigten- und der Ungesättigten-Fraktion wurden in einem für die Säulenchromatographie bestimmten Elutionsmittel (Aceton-Wassergemisch verschiedener Konzentrationen) gelöst und nach der Methode von KAPITEL (1956) quantitativ säulenchromatographisch getrennt. Die Methode wies bei meinen Durchführungen z. B. für die Stearinsäure einen mittleren Fehler von unter 2% auf.

Als Beispiel für die chromatographische Analyse seien die aus der Abb. 1 ersichtlichen Ergebnisse für 3,0 mg Gemisch aus einem Testansatz von 60 mg Testfettsäuren in 100 ml 63%igem Aceton-Wassergemisch in folgender Zusammensetzung wiedergegeben:

C_{14}-Säure	10 mg
C_{16}-Säure	15 mg
C_{18}-Säure	25 mg
C_{20}-Säure	5 mg
C_{22}-Säure	5 mg

Die erhaltenen 3,0024 mg entsprechen 100,08% der Theorie. Um die einzelnen eluierten Fettsäuren zu identifizieren, wurden ihre Fraktionen bei den ersten Untersuchungen des Tiermaterials gesammelt und nochmals papierchromatographisch nach der Methode von DAECKE (1953/54) gegen Testsubstanzen an Hand ihrer R_f-Werte überprüft (vgl. Abb. 2).

Ergebnisse der Untersuchungen

1. Analysen des Körperfettes von Bienen

Das bei der Extraktion erhaltene Mischfett liegt größtenteils in den Fettkörpern der Insekten als Depotfett vor. Die Untersuchungen lassen also einen Vergleich des Fettes von Insekten untereinander zu. Alle Analysen wurden unter genau gleichen Bedingungen durchgeführt.

Durch die Darmpräparation wurden keine dieser Fettdepots verletzt, da sich der Darm sehr leicht aus dem Abdomen herausziehen ließ und keine Gewebeteile mitriß. Das in der Darmwand eventuell befindliche Fett wurde damit allerdings entfernt.

Die bei diesen Untersuchungen erhaltenen Werte wurden auf verschiedene Bezugsgrößen umgerechnet, um bessere Vergleichsmöglichkeiten zwischen den einzelnen Analysen zu erreichen und sind im folgenden in Tabellen zusammengefaßt. Die Titrationskurven, die bei der Adsorptionschromatographie erhalten wurden, sind in Abb. 3 für die Untersuchungen an frischgeschlüpften Bienen wiedergegeben. Die graphische Darstellung der Ergebnisse in Abb. 4 veranschaulichen die prozentualen Mengen der einzelnen Fettsäuren an den Gesamtfettsäuren. Abb. 2 gibt die papierchromatographische qualitative Identifizierung der Fettsäuren wieder, wobei die Banden an der Lösungsmittelfront von dem Indikator Bromthymolblau aus dem Elutionsmittel der Säulenchromatographie stammen.

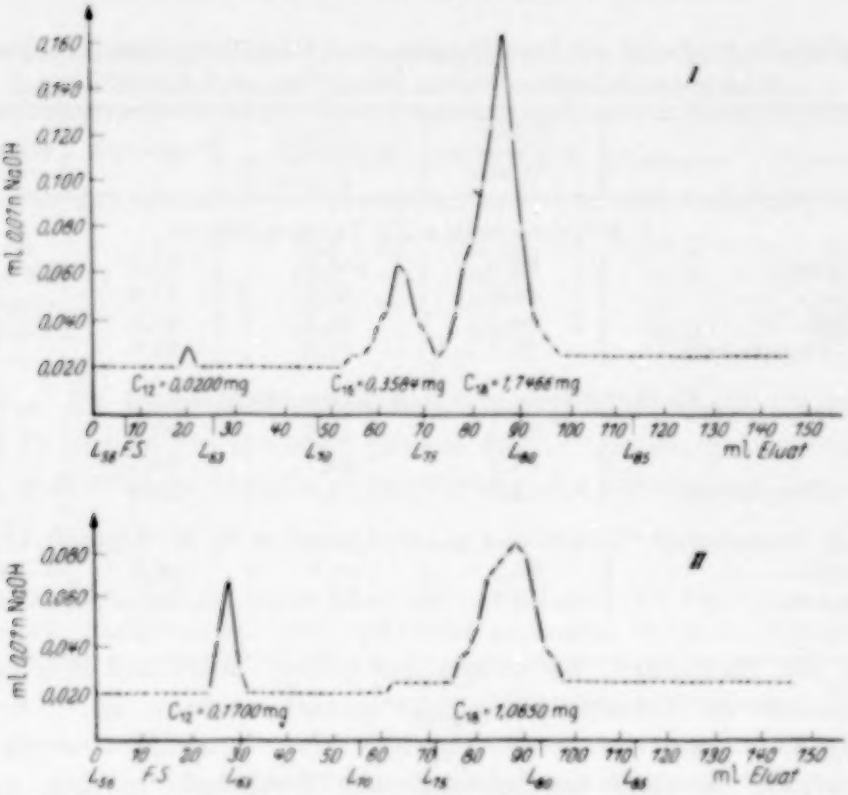

Abb. 3. Titrationskurven für die Chromatographie der I. gesättigten und II. der ungesättigten Fettsäuren von frischgeschlüpften Bienen

Die Tabelle 1 gibt die zusammengefaßten Ergebnisse für die Lipidfraktion bei den vier Analysen des Fettes von Bienen in verschiedenen physiologischen Zuständen wieder.

Die erhaltenen Ätherextrakte der Bienen waren intensiv gelb gefärbt und in konzentrierter Lösung trübe. Mit dem Chloroformextrakt wurde dann eine tiefbraune bis rotbraune, jedoch fast klare Lösung erhalten, deren Farbe für den Gesamtextrakt bestimmend war.

Der Gesamtextrakt aus dem Trockenmaterial der Bienen war intensiv dunkelbraun, bei Zimmertemperatur salben- bis schmalzartig, hochviskos und von eigenartigem Geruch. Nach dem Abtrennen der Lipoide und Wachse wurden ein klares, öliges, gelbgefärbtes Fett und die fast festen und durch den hohen Wachsanteil dunkelbraun gefärbten Lipoide erhalten.

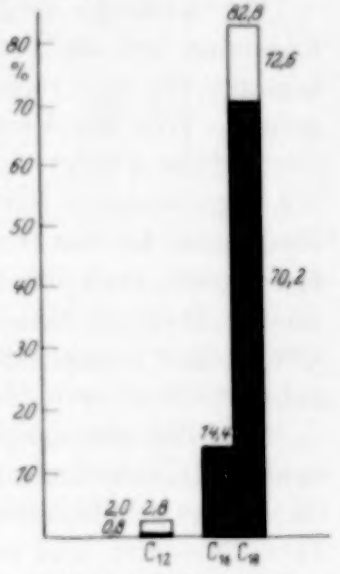

Abb. 4. Graphische Darstellung der Fettsäurezusammensetzung im Fett frischgeschlüpfter Bienen. ■ gesättigte F.S.; □ ungesättigte F.S.

Der Gesamtlipidgehalt und Lipoidanteil ist annähernd konstant; nur die Winterbienen zeigen einen deutlichen Abfall im Gesamtlipid,

Tabelle 1. *Anteile der Lipoidfraktion und Phosphatidgehalt der Lipide bei frischgeschlüpften Bienen, Bau-, Flug- und Winterbienen*

	Frisch-geschlüpfte Bienen	Baubienen	Flugbienen	Winterbienen
I. Mittelwerte in mg/g Trockengewicht				
Gesamtlipide	93,6	101,5	95,0	73,0
Fett	48,9	35,8	47,9	24,3
Lipoide	44,7	65,7	47,1	48,7
davon: Phosphatide	29,7	32,0	26,6	32,4
II. Mittelwerte in % vom Gesamtlipidextrakt				
Fett	52,2	35,3	50,4	33,3
Lipoide	47,8	64,7	49,6	66,7
davon: Phosphatide	31,7	31,6	28,0	43,2
III. Phosphatide, Wachse und andere Lipoide in % der Lipoidfraktion				
Phosphatide	66,3	48,7	56,5	64,9
Wachse usw.	33,7	51,3	43,5	35,1

ebenso die Baubienen, bei denen der höhere Wert auf den erhöhten Wachsanteil im Gesamtlipidextrakt zurückzuführen ist. Der Phosphatidgehalt kann ebenso als gleichbleibend betrachtet werden. Bemerkenswert ist auch der schwankende Fettgehalt in dem verschiedenen physiologischen Zustand und Alter der Bienen.

Die weiteren analytischen Untersuchungen beschränken sich im folgenden auf die Fettfraktion. Die Ergebnisse der Kennzahlbestimmungen für die verschiedenen Bienen sind in Tabelle 2 zusammengefaßt. Wie ein Vergleich der in Tabelle 2 wiedergegebenen Werte mit Tabelle 4 zeigt, ändert sich die Jodzahl gleichsinnig mit der Menge der ungesättigten Fettsäuren und damit mit dem Gehalt an Doppelbindungen in den Fettsäuren, besonders bei den Winterbienen. Es ändert sich auch die Säurezahl, während die Verseifungszahl konstant bleibt. Damit erklären sich die umgekehrt liegenden Extreme der auf Grund ihrer numerischen Abhängigkeit von der Verseifungs- und Säurezahl errechenbaren Esterzahl.

Mit Hilfe der aus Tabelle 2 zu entnehmenden Werte für die Säurezahl und Verseifungszahl lassen sich durch einfache Umrechnungen (KAUFMANN 1958) weitere Rückschlüsse auf die Zusammensetzung des Fettes machen, und zwar hinsichtlich seines prozentualen Gehaltes an freien, ungebundenen Fettsäuren und hinsichtlich des mittleren Molekulargewichtes der Glyceride. Hierbei wurde angenommen, daß ausschließlich Triglyceride vorliegen, und ein wahrscheinlicher Gehalt an Di- und Monoglyceriden bleibt unberücksichtigt. Das mittlere Fettsäuremolekulargewicht läßt sich auch aus den experimentell gewonnenen Anteilen der Säuren berechnen und ist in Tabelle 3 den „theoretischen" Werten gegenübergestellt. Dabei wurde eine mittlere Abwei-

Tabelle 2. *Kennzahlen des Fettes frischgeschlüpfter Bienen, Bau-, Flug- und Winterbienen.* Mittelwerte aus jeweils mehreren Einzelbestimmungen

	Frischgeschlüpfte Bienen	Baubienen	Flugbienen	Winterbienen
Jodzahl JZ	82,2	87,6	93,2	55,0
Säurezahl SZ	89,3	99,3	91,5	63,9
Verseifungszahl VZ . .	188	187	188	185
Esterzahl EZ	98,8	87,7	96,0	120,9

chung von 4% errechnet. Diese Berechnung sollte einen ungefähren Hinweis für die zu erwartenden Säuren bei der Säulenchromatographie ergeben und eine eventuelle Überprüfung der erhaltenen Ergebnisse erbringen.

Tabelle 3. *Prozentgehalt der freien, ungebundenen Fettsäuren im Fett, auf verschiedene Bezugsgrößen umgerechnet; sowie rechnerisch gewonnene Daten zur Fettanalyse*

	Frischgeschlüpfte Bienen	Baubienen	Flugbienen	Winterbienen
I. Anteil der freien, ungebundenen Fettsäuren				
in % vom Trockengewicht	2,2	1,8	2,2	0,8
in % vom Gesamtlipid	23,7	17,9	23,5	11,0
in % der Fettfraktion	45,4	50,6	46,7	33,0
II. Mittlere Molekulargewichte				
der Triglyceride	895	900	898	911
der Fettsäuren (theoretisch) . . .	286	287	287	291
der Fettsäuren (experimentell) . . .	278	265	274	272

Für die Aufbereitung der Fettsäuren aus dem Fett zur Chromatographie wurde verseift und das Unverseifbare (UV) gravimetrisch bestimmt. Das Unverseifbare gibt den Reinheitsgrad eines Fettes an und betrug in den vorliegenden Untersuchungen zwischen 0,2 und 0,7% der Fetteinwaage.

Die isolierten Fettsäuren waren leicht gelblich gefärbt und bei Zimmertemperatur von öligem Charakter. Die Trennungsergebnisse in Gesättigten- und Ungesättigten-Fraktion sind in Tabelle 4 zusammengestellt.

Aus der Tabelle 4 I. ist in der Gesättigten-Fraktion eine fallende Tendenz mit dem Alter der Bienen ersichtlich, in der Ungesättigten-Fraktion in der gleichen Richtung ein Maximum bei den Flugbienen.

Die Menge der Gesamtfettsäuren im Fett wurde errechnet aus dem Gehalt an freien, ungebundenen Fettsäuren und den in den Glyceriden enthaltenen Fettsäuren. Hierbei wurden die 10% Glycerin der Triglyceride berücksichtigt (Kaufmann 1958).

Tabelle 4. *Anteile der gesättigten und ungesättigten Fettsäuren im Fett von frischgeschlüpften Bienen, Bau-, Flug- und Winterbienen*

	Frisch-geschlüpfte Bienen	Baubienen	Flugbienen	Winterbienen
I. Fettsäurefraktionen in mg/g Trockengewicht				
Gesättigte . .	39,5	26,0	21,8	19,5
Ungesättigte .	6,7	8,0	23,5	3,2
II. Fettsäurefraktionen bezogen auf die Gesamtfettsäuren in %				
Gesättigte . .	85,4	76,5	48,1	86,0
Ungesättigte .	14,6	23,5	51,9	14,0

Die Fettsäure-Chromatographie erbrachte bei den Bienen in den vier verschiedenen Altersstufen und Entwicklungsstadien keine qualitativen Unterschiede. In der Gesättigten-Fraktion wurden gefunden:

C_{12} . . . . . Laurinsäure
C_{16} . . . . . Palmitinsäure
C_{18} . . . . . Stearinsäure

Ebenso wurden in allen vier Untersuchungen der Ungesättigten-Fraktion nach der Hydrierung nur C_{12} und C_{18} gefunden.

Die quantitative Betrachtung der Tabelle 5 ergibt, daß die C_{18}-Säure (hier immer als Stearinsäure angegeben) immer den Hauptanteil im Fett ausmacht.

Tabelle 5. *Quantitative Fettsäurezusammensetzung des Fettes von frischgeschlüpften Bienen, Bau-, Flug- und Winterbienen.* Mittelwerte aus zwei bis drei Einzelbestimmungen auf verschiedene Bezugsgrößen berechnet

	Frisch-geschlüpfte Bienen	Baubienen	Flugbienen	Winterbienen
I. Fettsäureanteile in % der Gesamtfettsäuren				
Gesättigte . .	85,4	76,5	48,1	86,0
C_{12}	0,80	2,01	0,78	2,09
C_{16}	14,4	3,44	6,08	5,93
C_{18}	70,2	71,0	41,2	78,0
Ungesättigte .	14,6	23,5	51,9	14,0
C_{12}	2,01	19,7	8,69	10,7
C_{18}	12,6	3,77	43,2	3,30
II. Fettsäuren in mg/g Trockengewicht				
Gesättigte . .	39,5	26,0	21,8	19,5
C_{12}	0,37	0,69	0,35	0,47
C_{16}	6,65	1,17	2,75	1,35
C_{18}	32,4	24,2	18,7	17,7
Ungesättigte .	6,74	8,0	23,5	3,19
C_{12}	0,93	6,69	3,94	2,43
C_{18}	5,82	1,28	19,6	0,76

In der Gesättigten-Fraktion stellt C_{12} stets den geringsten Anteil, C_{18} den größten. Die C_{12}-Säure hat mengenmäßig bei den Baubienen ein Maximum. Bei den gesättigten C_{18}-Säuren hingegen ist ein Abfall der Menge mit steigendem Alter der Biene feststellbar.

Die ungesättigte C_{18}-Säure zeigt keine charakteristische Tendenz. Man kann hier aber die Ernährungsbedingungen der Tiere mit berücksichtigen, so die natürliche Ernährung (Pollen) der Bienen im Sommer, was in der relativ großen C_{18}-Menge bei den Flugbienen zum Ausdruck kommt, dem das Minimum der Winterbienen im Januar, wo nur Zuckerfütterung vorliegt, gegenübersteht.

2. Analysen des Körperfettes einiger anderer Insekten

Um einen weiteren Überblick über die Zusammensetzung bei Insekten zu erlangen, wurden den Bienen, die vornehmlich Kohlenhydrate fressen, Insekten mit anderer Ernährung gegenübergestellt.

Als solches Beispiel wurde *Calliphora erythrocephala Meig.* herangezogen, deren Larven reine Eiweißfresser sind und deren Imagines gemischte Kost fressen. Die Maden von *Calliphora* waren bis zur Verpuppung mit rohem Fleisch gezüchtet worden, so daß zu erwarten war, daß das Fett der frischgeschlüpften Imagines bei Annäherung an die Ernährung der Larven anders zusammengesetzt sein würde als das frischgeschlüpfter Bienen.

Weiterhin wurde ein Vertreter mit ausschließlicher Trockenkost, frischgeschlüpfte *Tenebrio molitor L.* gewählt. Da sowohl Made wie Imago gleiche Ernährung haben, waren bei ihnen noch geringere Unterschiede hinsichtlich der Fettzusammensetzung zu erwarten.

Solche Bedenken konnten bei der Heuschrecke *Schistocerca gregaria Forsk.*, einem Grasfresser, unberücksichtigt bleiben. Das Fett der Imago kann daher als typisch angesehen werden.

Die Fettextrakte von *Calliphora*, *Tenebrio* und *Schistocerca* zeigten andere Eigenschaften als die der Bienen. Der Ätherextrakt von *Calliphora* war klar, von leicht gelblich-grüner Farbe und eigenartigem fauligem Geruch. Als Chloroformextrakt wurde dann eine leicht trübe, hell gelblich-grüne Flüssigkeit von demselben Geruch erhalten. Das Gesamtlipid war bei Zimmertemperatur dickflüssig und undurchsichtig, jedoch homogen. — Bei *Tenebrio* war der Ätherextrakt in Geruch, Farbe und Konsistenz gleich dem Chloroformextrakt, eine dickflüssige, ölige, gelbliche bis hellbraune und matt durchsichtige Masse von eigenartigem Geruch. — *Schistocerca* lieferte einen intensiv tiefgelb bis hellbraunen, dicken Ätherextrakt von stechendem Geruch, der dem ebenso dunklen, öligen und sonst klaren Gesamtlipidextrakt erhalten blieb.

Die aus der Bestimmung des Gesamtlipidgehaltes, der Lipoidfraktion und des Phosphatidanteils gewonnenen Ergebnisse sind in

Tabelle 6 zusammengefaßt. Zum besseren Vergleich werden die Werte für die Untersuchungen an frischgeschlüpften Bienen nochmals mit aufgeführt.

Der Gesamtlipidgehalt bei den drei untersuchten Arten (Tabelle 6) liegt höher als bei den Bienen. Auch machen die Lipoide viel weniger

Tabelle 6. *Gesamtlipidgehalt, Lipoidfraktionen und Phosphatidanteil bei frischgeschlüpften Apis, Calliphora, Tenebrio und Schistocerca*

	Apis	*Calliphora*	*Tenebrio*	*Schistocerca*
I. Mittelwerte in mg/g Trockengewicht				
Gesamtlipid	93,6	127,2	161,9	186,6
Fett	48,9	83,8	129,6	152,2
Lipoide	44,7	43,4	32,2	34,3
davon: Phosphatide	29,7	35,5	20,5	29,3
II. Mittelwerte in % vom Gesamtlipidextrakt				
Fett	52,2	65,9	80,1	81,6
Lipoide	47,8	34,1	19,9	18,4
davon: Phosphatide	31,7	27,9	12,6	15,7
III. Phosphatide und Nichtphosphatide in % der Lipoidfraktion				
Phosphatide	66,3	81,7	63,5	85,5
andere Lipoide	33,7	81,3	36,5	14,5

vom Gesamtlipid aus als bei der Biene, ebenso ist der Phosphatidgehalt bei *Calliphora* und *Schistocerca* größer (vgl. Tabelle 6). Eine Ausnahme macht dabei *Tenebrio*, dessen Lipoidextrakt das von SCHULZ und BECKER (1931) beschriebene *Tenebrio*-Glykol enthalten dürfte.

Auffallend ist jedoch die größenordnungsmäßige Übereinstimmung bei *Tenebrio* und *Schistocerca*, die beide Fette als Energiequelle benützen, gegenüber *Calliphora* (vgl. Tabelle 7—9).

Tabelle 7. *Fettkennzahlen von frischgeschlüpften Apis, Calliphora, Tenebrio und Schistocerca*

	Apis	*Calliphora*	*Tenebrio*	*Schistocerca*
Jodzahl JZ	82,2	79,6	104,2	101,4
Säurezahl SZ	89,3	36,8	61,6	17,2
Verseifungszahl VZ	188	171	193	189
Esterzahl EZ	98,8	135	132	172

Die Prozentgehalte an freien Fettsäuren bei *Tenebrio* ähneln den Werten bei der Biene auffällig. Bemerkenswert ist noch der sehr geringe Prozentsatz bei *Schistocerca*, während der von *Calliphora* etwa zwischen diesen beiden genannten Tieren liegt. Der relativ große Unterschied der Werte für das mittlere Fettsäuremolekulargewicht bei *Calliphora* ist vielleicht auf die ausschließliche Annahme von Triglyceriden

Tabelle 8. *Prozentgehalt der freien, ungebundenen Fettsäuren im Fett von frischgeschlüpften Apis, Calliphora, Tenebrio und Schistocerca, in verschiedenen Bezugssystemen; sowie rechnerisch gewonnene Daten zur Fettanalyse*

	Apis	*Calliphora*	*Tenebrio*	*Schistocerca*
I. Anteil der freien, ungebundenen Fettsäuren				
in % vom Trockengewicht	2,2	1,7	4,0	1,3
in % vom Gesamtlipid	23,7	13,2	24,4	7,1
in % der Fettfraktion	45,4	20,0	30,5	8,7
II. Mittlere Molekulargewichte				
der Triglyceride	895	981	870	890
der Fettsäuren (theoretisch)	286	314	277	284
der Fettsäuren (experimentell) . . .	278	273	279	274

bei der Berechnung zurückzuführen. Die relativ niedrige Verseifungszahl spricht für den Gehalt an Fettsäuren größerer Kettenlänge als C_{18}, was experimentell auch tatsächlich in einer C_{20}-Säure gefunden wurde. Allerdings wurde diese C_{20}-Säure in zu geringer Konzentration gefunden. Es ist jedoch anzunehmen, daß ein größerer Anteil an Di- und Monoglyceriden vorhanden ist, durch deren Berücksichtigung der „theoretische" dem experimentellen Wert für das mittlere Fettsäuremolekulargewicht näherkommen würde (KAUFMANN 1958).

Das Unverseifbare (UV) betrug stets unter 1%. — Die reinen Fettsäuren von *Calliphora* waren bei Zimmertemperatur fast fest und von leicht gelblicher Farbe. *Tenebrio* lieferte ölig-flüssige Fettsäuren, während die von *Schistocerca* ölig waren, intensiv gelb und von eigenartigem Geruch.

Tabelle 9. *Anteile der Gesättigten- und Ungesättigten-Fraktion*

	Apis	*Calliphora*	*Tenebrio*	*Schistocerca*
I. Fraktionen der Gesamtfettsäuren in mg/g Trockengewicht				
Gesättigte . . .	39,5	66,5	110,7	127,2
Ungesättigte . .	6,7	10,6	10,0	11,1
II. Bezogen auf die Gesamtfettsäuren in %				
Gesättigte . . .	85,4	86,3	91,7	92,0
Ungesättigte . .	14,6	13,7	8,3	8,0

Der Gehalt an Gesamtfettsäuren wurde genau wie bei den Bienen berechnet unter Berücksichtigung der freien, ungebundenen Fettsäuren und den 10% Glycerin in den angenommenen Triglyceriden (KAUFMANN 1958).

Da bei *Calliphora* bereits qualitative Abweichungen von den anderen untersuchten Arten auftraten, sind die säulenchromatographischen Titrationskurven für das Beispiel *Calliphora* in Abb. 5 und 6 wiedergegeben.

Bei den vier untersuchten Arten ergaben sich bereits qualitative Unterschiede in der allgemeinen Fettsäurezusammensetzung (vgl. Tabelle 10).

In der Gesättigten-Fraktion wurden bei *Calliphora* nur C_{16}-(Palmitinsäure) und C_{18}-(Stearinsäure) Säuren gefunden. Eine C_{12}-Säure konnte

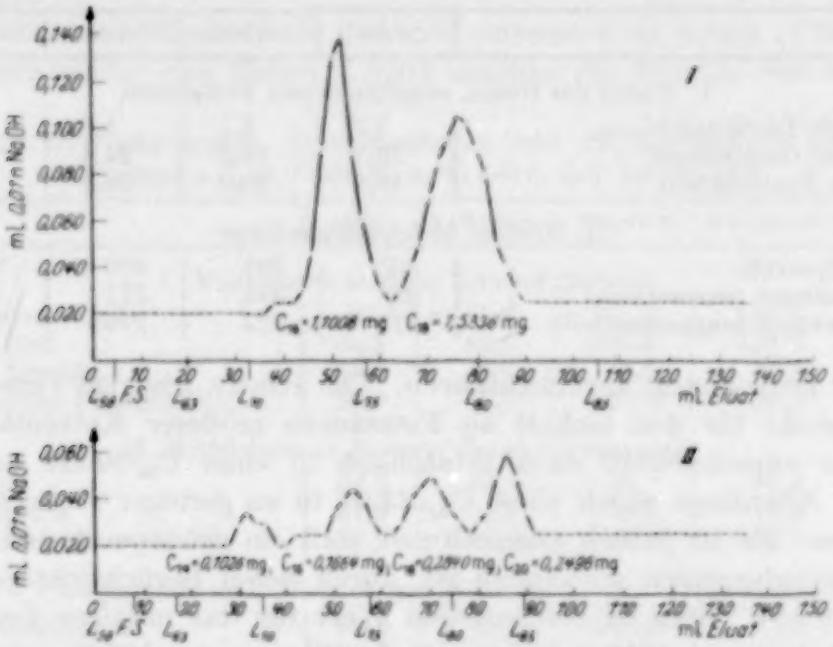

Abb. 5. Titrationskurven für die Chromatographie der I. gesättigten und II. der ungesättigten Fettsäuren von frischgeschlüpften *Calliphora erythrocephala Meig.*

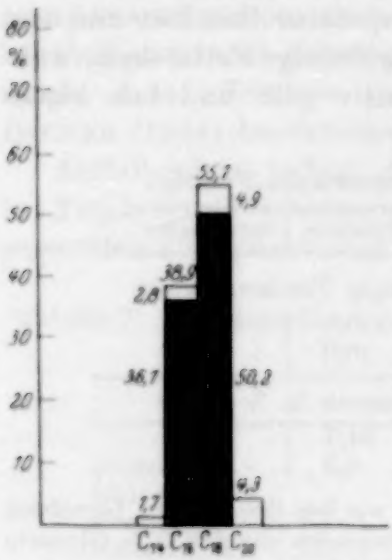

Abb. 6. Graphische Darstellung der Fettsäurezusammensetzung im Fett von frischgeschlüpften *Calliphora erythrocephala Meig.* ■ gesättigte F.S.; □ ungesättigte F.S.

nicht nachgewiesen werden. In der Ungesättigten-Fraktion dagegen wurden vier Fettsäurekomponenten gefunden: Auffallend ist die C_{14}-Säure (Myristoleinsäure), hier als Myristinsäure berechnet. Weiterhin wurde eine ungesättigte C_{16}-Säure nachgewiesen (Palmitoleinsäure), hier als Palmitinsäure berechnet. Als vierte Komponente wurde neben C_{18}-Säuren eine C_{20}-Säure gefunden, hier als Arachinsäure wiedergegeben.

Von besonderer Wichtigkeit erscheint die C_{14}-Säure, die meines Wissens bisher nur einmal in der Literatur angegeben wurde (COLLIN 1933), und zwar jedoch als gesättigte C_{14}-Säure bei dem Käfer *Pachymerus dactris*. Eine ungesättigte C_{20}-Säure wurde schon in der Literatur nachgewiesen, z. B. bei *Mylabris pustulata (Coleopt.; Coccinellidae)* (IYER und AYYER 1931) und bei *Bombyx mori* (BERGMANN 1936). Eine ungesättigte C_{16}-Säure wurde auch im Fett von *Tenebrio* nachgewiesen.

Die Gesättigten-Fraktion von *Tenebrio* wies nur Palmitin- und Stearinsäure auf. Die ungesättigte Fettsäuren setzten sich zusammen aus der ungesättigten C_{12}-Säure, einer ungesättigten C_{16}-Säure und den C_{18}-Komponenten.

Schistocerca ähnelt in seiner Fettsäurezusammensetzung stark *Tenebrio* und *Apis*. Die Gesättigten-Fraktion bestand aus C_{16}- und C_{18}-Säuren. Auch hier fehlte die gesättigte C_{12}-Säure. Eine ungesättigte

Tabelle 10. *Quantitative Fettsäurezusammensetzung des Fettes von frischgeschlüpften Apis, Calliphora, Tenebrio und Schistocerca.* Mittelwerte aus 2—3 Einzelbestimmungen, auf verschiedene Bezugsgrößen berechnet

	Apis	*Calliphora*	*Tenebrio*	*Schistocerca*
I. Fettsäureanteile in % der Gesamtfettsäuren				
Gesättigte	85,4	86,3	91,7	92,0
C_{12}	0,80	—	—	—
C_{16}	14,4	36,1	16,7	20,0
C_{18}	70,2	50,2	75,0	72,0
Ungesättigte	14,6	13,7	8,26	8,02
C_{12}	2,01	—	0,54	5,53
C_{14}	—	1,72	—	—
C_{16}	—	2,83	0,87	—
C_{18}	12,6	4,91	6,85	2,49
C_{20}	—	4,28	—	—
II. Fettsäuren in mg/g Trockengewicht				
Gesättigte	39,5	66,5	110,7	127,2
C_{12}	0,37	—	—	—
C_{16}	6,65	27,8	20,2	27,7
C_{18}	32,4	38,7	90,5	99,6
Ungesättigte	6,74	10,6	9,97	11,1
C_{12}	0,93	—	0,66	7,65
C_{14}	—	1,32	—	—
C_{16}	—	2,19	1,05	—
C_{18}	5,82	3,79	8,27	3,45
C_{20}	—	3,30	—	—

C_{12}-Säure trat jedoch auf. Die bei *Tenebrio* und *Calliphora* gefundene ungesättigte C_{16}-Säure fehlte im *Schistocerca*-Fett. Die C_{18}-Fraktion war jedoch wie bei allen anderen deutlich vertreten.

Die qualitative Zusammensetzung des *Calliphora*-Fettes ist deutlich von der der anderen untersuchten Arten verschieden. Die Tabelle 10 zeigt wieder, daß auch bei diesen untersuchten Arten aus verschiedenen Ordnungen die C_{18}-Säuren mengenmäßig den Hauptanteil ausmachen. Dieser Hauptanteil wird in allen Fällen bereits durch die Gesättigten-Fraktion bestimmt.

Bei *Calliphora* stellt die C_{14}-Säure der Ungesättigten-Fraktion nur etwas mehr als 1% der Gesamtfettsäuren, wogegen die C_{20}-Säure in relativ großer Menge auftritt (3,5%). Sie ist nur selten in der Literatur

bestimmt worden. BERGMANN (1936) gibt sie bei *Bombyx mori* mit 1—2% an, worin jedoch C_{20}- und höhere Säuren zusammengefaßt sind. Auffallend ist auch noch der Gehalt an ungesättigter C_{16}-Säure. Sie ist meines Wissens ebenfalls nur einmal in der Literatur bei der Puppe von *Bombyx mori* mit 2% angegeben (BERGMANN 1936). Weiterhin ist der relativ niedrige Gehalt an ungesättigter C_{18}-Säure bemerkenswert.

Bei den drei untersuchten Arten *Apis*, *Tenebrio* und *Schistocerca*, die in der überwiegenden Kohlenhydratnahrung eine Gemeinsamkeit haben, ist eine Ähnlichkeit in ihrer Fettsäurezusammensetzung nicht nur qualitativ, sondern auch teilweise quantitativ feststellbar (vgl. Tabelle 10 I.). Die C_{16}- und C_{18}-Anteile an der Gesättigten-Fraktion liegen in ähnlicher Größe.

Schon hier wird der Unterschied gegenüber *Calliphora* deutlich hervorgehoben. Auch in der Ungesättigten-Fraktion sind gewisse Übereinstimmungen feststellbar.

Zwischen *Tenebrio* und den Bienen gibt es eine gute Übereinstimmung. Auffallend ist das Fehlen von gesättigter C_{12}-Säure und das Vorhandensein von ungesättigter C_{16}-Säure bei *Tenebrio* gegenüber den Bienen. *Schistocerca* ähnelt in seiner quantitativen Fettsäurezusammensetzung mehr *Tenebrio* als den Bienen.

Diskussion

Auf Grund der verschiedenen Energiequellen, die Insekten für ihren Stoffwechsel benützen, erscheint es angebracht, Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung ihres Körperfettes vorzunehmen. Versuche, die derartige Fragestellungen behandelten, wurden schon früher unternommen (THOMS 1913; TIMON-DAVID 1927, 1928a und b, 1931; SLIVER 1930, MANUNTA 1933; JANOT und FAUDEMAY 1937; UENO und KOMORI 1937; SMITH 1940; BACHSTEZ und ARAGON 1942).

Die von mir gefundenen Werte decken sich gut mit den in der Literatur angegebenen Werten für die Kennzahlen anderer Insektenfette. Jedoch ist auffallend, daß die prozentualen Anteile der Ungesättigten-Fraktion dort wesentlich höher liegen, was wohl auf methodische Gründe zurückzuführen ist.

Die qualitative Zusammensetzung des Bienenfettes bleibt das ganze Leben hindurch gleich. Demgegenüber ändert sich jedoch die quantitative Fettsäurezusammensetzung, in Abhängigkeit vom Alter, der Ernährung und vom physiologischen Zustand.

In diesem Zusammenhang sind vor allem die ungesättigten Fettsäuren bedeutungsvoll (vgl. Tabelle 2 und 4). Aus den Werten für das Fett der frischgeschlüpften Bienen und seinen Kennzahlen ergibt sich eine deutliche Kurve in Abhängigkeit vom Alter, der Ernährung und vom physiologischen Zustand. Die Baubienen nehmen mit ihrer

natürlichen Nahrung (Pollen) eine größere Menge an ungesättigten Fettsäuren auf. Die ungesättigten Anteile sind bei den Flugbienen um das Dreifache vermehrt und stellen vielleicht die Winterreserven dar (vgl. Tabelle 4). Dieser Bestand fällt im Winter wieder auf die Hälfte ab. Vor allem sinkt die Jodzahl derart, daß anzunehmen ist, daß vornehmlich Linol- und Linolensäure verbraucht werden.

Da die Verseifungszahl in allen Altersstufen konstant bleibt, zeigt die Esterzahl den genau umgekehrten Wert der Säurezahl. Die Menge der Ester im Fett ist also bei den Baubienen am geringsten.

Die größten Unterschiede zwischen errechneten und experimentell gewonnenen mittleren Molekulargewichten ergeben sich bei den Baubienen. Sie könnten eventuell damit erklärt werden, daß die Glyceride bei der „Einschmelzung" nur teilweise angegriffen werden, wobei also Di- und Monoglyceride entstehen. Ebenso trifft dies in geringerem Maße für die Winterbienen zu, wo vielleicht die für den Stoffwechsel notwendigen, ungesättigten, essentiellen Fettsäuren aus den Triglyceriden selektiv abgespalten werden.

Die geringen Schwankungen im Gesamtlipidgehalt stehen mit dem verschiedenen Alter und dem physiologischen Zustand der Bienen in Zusammenhang (Maurizio 1959).

Der nach der Überwinterung verbleibende Rest dieser Stoffreserven dürfte vielleicht das sog. „élément constant" (Baldwin 1957) darstellen. In diesem Zustand gehen die Tiere trotz reichlicher Kohlenhydratkost gegen Ende des Winters allmählich ein.

Der auffallend niedrige Fettgehalt bei den Baubienen dürfte durch die Wachsproduktion bedingt sein. Aus Tabelle 3 I. ergibt sich, daß — wohl im Zusammenhang mit dem erhöhten Stoffwechsel vor allem bei der Wachsproduktion — eine relativ große Menge an freien, ungebundenen Fettsäuren wahrscheinlich durch die Aufspaltung des Körperfettes freigesetzt wird. Bei den Flugbienen dürfte diese Menge vielleicht aus der hydrolytischen Spaltung des Pollenfettes stammen. Aus der Abnahme des Gehaltes an freien, ungebundenen Fettsäuren im Winter (Tabelle 3 I.) ist auf ein Sinken des Fettstoffwechsels zu schließen.

Während der Wachsproduktion wird laufend Körperfett „eingeschmolzen". Durch die natürliche Nahrung kann der Fettbestand im Körper jedoch laufend ergänzt werden. Erst nach Abschluß dieser Tätigkeit steigt er wieder auf eine dem Alter der Flugbienen entsprechende Höhe an, da das Körperfett nur um etwa ein Viertel bei den Baubienen verringert wird, der Lipoidgehalt jedoch um die Hälfte ansteigt, bedingt durch den verdoppelten Wachsanteil.

Bei den Flugbienen ist der Zustand der frischgeschlüpften Bienen nicht wieder ganz vorhanden. Hier ist die Wachsproduktion erst kurz

vorher abgeklungen. Die Winterbienen dagegen haben dieses „Anfangsverhältnis" wieder erreicht (vgl. Tabelle 1), wobei durch die einseitige Kohlenhydraternährung jedoch die Reserven nicht so schnell, wie sie verbraucht werden, nachgeliefert bzw. nachgebildet werden können.

Die Ungesättigten-Fraktion steigt mit zunehmendem Alter vorübergehend an, die Gesättigten-Fraktion nimmt laufend ab und ihre tiefsten Werte liegen wieder bei den Winterbienen. Dies beweist, daß der Fettstoffwechsel bei den Bienen eine beträchtliche Rolle spielt (MAURIZIO 1959).

Die gesättigte C_{12}-Säure stellt anscheinend nur ein Zwischenprodukt dar. Bei den Bau- und Winterbienen ist die C_{12}-Säure wahrscheinlich am Aufbau der Wachsfettsäuren bzw. am allgemein intensivierten Fettstoffwechsel beteiligt.

Die gesättigte C_{16}-Säure ist besonders auffällig wegen des geringen Gehaltes bei den Baubienen. Das Bienenwachs besteht nach KAUFMANN und POLLERBERG (1957) zum größten Teil aus Palmitinsäure (18,9%), Hexadecensäure (6,5%) und Oxypalmitinsäure (3,2%), woraus verständlich wird, daß der C_{16}-Spiegel bei der Wachsproduktion auf ein Sechstel abfällt, erst bei den Flugbienen wieder verdoppelt wird und zu den Winterbienen weiter abfällt.

Obwohl die Stearinsäure nur zu 2,7% im Bienenwachs enthalten ist (KAUFMANN und POLLERBERG 1957), macht sich auch hier bei den Baubienen ein starker Rückgang bemerkbar (Tabelle 5). Hier zeigt sich, daß die gesättigte C_{18}-Säure durch die ungesättigte C_{18}-Säuren ersetzt wird. Der weitere Abbau der Stearinsäure vollzieht sich bis zu den Winterbienen sehr langsam, der der ungesättigten C_{18}-Säure schneller. Es ist anzunehmen, daß die ungesättigte C_{18}-Säure das Ausgangsmaterial für die im Wachs enthaltenen C_{22}-, C_{24}-, C_{26}-, C_{28}- und C_{30}-Säuren darstellen (KAUFMANN und POLLERBERG 1957), die jedoch im Körperfett selbst nicht nachgewiesen werden konnten, d. h. also weder im Intermediärstoffwechsel noch im gespeicherten Körperfett in nachweisbarem Umfang auftreten.

Auffallend ist der relativ hohe Gehalt an ungesättigten C_{12}-Säuren bei den Baubienen. Sie könnte — wenn es sich um die β-ungesättigte C_{12}-Säure handelt — als Baustein für die Wachsfettsäuren dienen. Jedoch kann angenommen werden, daß sie vor allem als Zwischenprodukt im allgemeinen Stoffwechsel auftritt.

Es hat sich gezeigt, daß die Wachsproduktion bei den Bienen die Fettsäurezusammensetzung beeinflußt. Nur durch die Zufuhr von natürlicher Nahrung können der Fettbestand und die notwendigen Fettsäuren wieder ergänzt werden. Neben der Funktion einer Energiequelle und Stoffwechselreserve hat der Fettkörper eine entscheidende

Funktion bei der Wachsproduktion, und beim Umbau der Nahrungsfettsäuren. Man kann ihm daher die Rolle eines „Schmelztiegels" zuschreiben.

Je ein Vertreter der *Orthopteren* und *Coleopteren*, die relativ wenig Blutzucker besitzen, wurden zum Vergleich kohlenhydratverbrennende *Dipteren* und *Hymenopteren* gegenübergestellt. Hierzu wurden ebenfalls frischgeschlüpfte Tiere verwendet, deren Fettzusammensetzung als charakteristisch angenommen wird. In Insektenlarven nimmt ja der Fettgehalt während der Metamorphose zunächst langsam zu und in der Imago wieder ab (ZAKOLSKA 1929).

Die qualitative Fettsäurezusammensetzung steht bei den einzelnen Arten mit der verschiedenen bzw. gleichen Nahrung in Zusammenhang. Die ungesättigte C_{14}-Säure bei *Calliphora* könnte eventuell im Zusammenhang mit der Eiweißernährung stehen.

Bei *Tenebrio* ist die ungesättigte C_{12}-Säure etwa in der gleichen Menge wie bei den Bienen vorhanden, bei *Schistocerca* etwa die zehnfache Menge, was auf ihren größeren Fettstoffwechsel zurückzuführen sein dürfte. Eine ungesättigte C_{12}-Säure wurde bei Insekten ebenfalls nirgends in der Literatur nachgewiesen.

Die in der Ungesättigten-Fraktion gefundenen C_{20}- und C_{16}-Säuren bei *Calliphora* dürften aus der Nahrung stammen oder mit ihrem Eiweißstoffwechsel in Verbindung stehen. Für das *Chrysalidenöl* des Kokons von *Bombyx mori* wies BERGMANN (1936) ebenfalls eine ungesättigte C_{20}- und C_{16}-Säure nach. Letztere wurde auch bei *Tenebrio* nachgewiesen, wo Eiweiß in Form von Aleuron mit der Kleie aufgenommen wird.

Ähnliche Arbeiten über die Fettsäurezusammensetzung einiger Insektenfette sind in Tabelle 11 als Überblick wiedergegeben. TIMON-DAVID (1928b) gibt eine kurze Literaturübersicht über die Kennzahlen und andere analytische Daten einiger Insektenfette, unter anderem auch für das Fett von *Tenebrio molitor L.*

Die in Klammern angegebenen Zahlen stellen die aus meinen eigenen Untersuchungen gewonnenen Werte dar:

Gesamtlipid	14,5%	(16,19%)
Jodzahl	86—92,8	(104,2)
Unverseifbares	1,19%	(0,85%)
Verseifungszahl	195,8	(193)
Mittleres Molekulargewicht der F.S.	279,7	(278)

Die aus beiden Untersuchungen gewonnenen Werte stimmen relativ gut überein.

Der Vergleich der Jodzahlen bringt neue Übereinstimmungen zwischen den einzelnen Arten mit ähnlicher Ernährung. Die ungesättigten Fettsäuren werden wahrscheinlich aus der Nahrung laufend

Tabelle 11. *Übersicht über die chemische* Gesamtlipid (GL) in Prozent vom Trockengewicht, Säuren

	GL	Gesättigte					
		C_{12}	C_{14}	C_{16}	C_{18}	C_{20}	Insgesamt
Lytta vesicatoria; JANOT und FAUDEMAY (1937)				37	4		41
Acentrocneme hesp.; BACHSTEZ u. ARAGON (1942)	35			30,0	3,6		33,6
Pachymerus dactris; COLLIN (1933)	45—50	24	21	8	4,5		57,5
Carpocapsa pomon.; HASTINGS u. PEPPER (1944)	44,2						12
Mylabris pustulata; JYER und AYYER (1931)	12,5	+		11	27	1	39
Bombyx mori; BERGMANN (1936)			?	20	4	1	25
Lexostege strict.; PEPPER u. HASTINGS (1943)	12,1						25

ergänzt. Ihr Gehalt liegt bei *Calliphora* nicht sehr hoch. *Tenebrio* und *Schistocerca* dagegen haben anscheinend größtenteils hochungesättigte C_{18}-Säuren gespeichert. Ihre Übereinstimmung ist besonders auffällig.

Nach der Säurezahl zu schließen, müßte *Schistocerca* den größten Umsatz haben; denn die Menge der freien Fettsäuren ist sehr niedrig. Demgegenüber weist *Tenebrio* wohl einen trägeren Fettstoffwechsel auf. *Tenebrio* kommt auf Grund der Glykolbildung (SCHULZ und BECKER 1931) den Bienen nahe.

Die niedrige Verseifungszahl fällt bei *Calliphora* auf, was auf den Gehalt an C_{20}-Säure im Fett und vermutlich auf Di- und Monoglyceride zurückzuführen ist.

Der Gesamtlipidgehalt bei *Calliphora* liegt etwa um ein Drittel höher als bei den Bienen. *Calliphora* hat zwar einen geringeren Blutzuckerspiegel als die Bienen, in der Nahrung der Larven (Fleisch) ist jedoch in genügender Menge Fett vorhanden. Der Lipoidanteil, der zu rund 80% aus Phosphatiden besteht, enthält kaum Wachs, sondern andere Lipoide, die ja in reichlicher Menge ebenfalls in der Nahrung enthalten sind.

Deutlich verschieden von den beiden kohlenhydratverbrennenden Arten sind die Werte der fettverbrennenden *Tenebrio* und *Schistocerca*. Zur Deckung des Energiestoffwechsels letzterer müssen entsprechend große Mengen an Reserven im Körper vorhanden sein. Die Nahrung von *Tenebrio* dürfte zwar Fett, aber wenig Wasser enthalten, der Wasserhaushalt des Käfers jedoch durch die Fettverbrennung gedeckt werden.

Zusammensetzung einiger Insektenfette.
und Unverseifbares (UV) in Prozent der Gesamtfettsäuren

Ungesättigte							UV	Kennzahlen		
C_{16}	C_{18}	$-H_2$	$-H_4$	$-H_6$	C_{20-22}	Insgesamt		JZ	SZ	VZ
	41	32	6	3		41	18	100	109	187
	64,4	60,1	4,3			64,4	2,0	59,3	2,3	179,9
	7,5	32	3			42,5		37,4	3,2	260,7
	88	68,2	11,4	8,4		88	1,3	100	8,1	202
	46	+				46	15	43	150	—
2	75	35	12	25	1—2	75	2	123	8	191,7
		38,3	13,3	23,4		75		123	23,8	187,1

Entsprechende Verhältnisse liegen bei *Schistocerca* vor, deren Nahrung viel Wasser, aber wenig Fett enthält. Dies veranlaßt die Speicherung des Fettes im Körper.

Die Lipoidanteile liegen bei *Tenebrio* und *Schistocerca* etwa um ein Viertel niedriger als bei den vorher untersuchten Arten, da ihre Nahrung kaum Lipoide enthält. Der Phosphatidanteil am Lipoid ist bei *Tenebrio* kleiner als bei *Calliphora* und *Schistocerca* und entspricht etwa dem der Bienen, was auf das bereits erwähnte sog. *Tenebrio*-Glykol (Schulz und Becker 1931) zurückzuführen sein dürfte. Dieser wachsartige Stoff, ein C_{30}-Diol, dient als Überzug auf der Cutis.

Daß die Fettsäurezusammensetzung auch bei den Insekten wesentlich von der Nahrung abhängt (Timon-David 1930), wird aus dem Auftreten der einzelnen Fettsäuren in verschiedenen Fraktionen deutlich (Collin 1933) (vgl. Tabelle 10). Dabei spielt es keine Rolle, ob Fett oder Kohlenhydrat zur Energiequelle wird. Auf Grund des quantitativen Verhältnisses geht hervor, daß die fettverbrennenden Arten in ihrer Fettzusammensetzung untereinander ähnlicher sind als im Vergleich zu solchen, die Kohlenhydrate verbrennen.

Summary

The body fat of honey bee *Apis mellifica L.* was investigated in different stages of life and physiological states (nutrition and activity in the social state): freshly-hatched bees, wax-producing-, forager-, and winterbees. Typical representatives of other insect orders with

different modes of nutrition (and of basic energy-supplying metabolic processes) were compared in comparable physiological states: freshly-hatched *Calliphora erythrocephala Meig.*, *Tenebrio molitor L.*, and *Schistocerca gregaria Forsk.*

For the qualitative and quantitative analysis of the chemical composition of the insect fat a simple method is given by which the following results were achieved:

1. The nearly constant proportion of the total lipid of the bees amounts to nearly 9 per cent of the dry weight. Only the wax-producing bees, because of their activity, show a higher value. The proportion of fat, strictly speaking of the total lipid, show variations among the bees, while the proportion of phosphatids remain at a nearly constant 3 per cent.

2. The iodine number increases from the freshly-hatched bees up to the forager bees and falls again nearly to the half with the winter-bees. The acid number is maximal in the wax-producing bees and lies approximately one third lower in the winter. The saponification number always remains equal.

3. By the chromatography a qualitatively constant composition of the fatty acids is achieved among all bees. In the satured fraction are shown: lauric acid (C_{12}), palmitic acid (C_{16}), and stearic acid (C_{18}); in the unsatured fraction only C_{12}- and C_{18}-acids were found.

4. From the quantitative differences is concluded that the proportion of wax and the hibernation need a increased metabolism of fat, which affects the whole body fat and which can be equalized only by the natural food.

5. In the lipid analysis of the other insects, *Calliphora* shows a total lipid proportion of 12.7 per cent, including 3.5 per cent phosphatids; *Tenebrio* contains 16.2 per cent (with 2 per cent phosphatids), and *Schistocerca* 18.6 per cent (with 3 per cent phosphatids).

6. With *Calliphora* in the satured fraction is found only palmitic acid and stearic acid. The C_{14}- and C_{20}-acids, as well as the C_{16}- and C_{18}-acids, which are demonstrated in the unsatured fraction, are interpreted as a result of the nutrition of the *Calliphora* larvae. *Tenebrio* and *Schistocerca* show also only satured C_{16}- and C_{18}-acids, but in the unsatured fraction C_{12}- as well as C_{16}- (only with *Tenebrio*) and C_{18}-acids.

7. The four representatives of the different insect orders are compared by the qualitative and quantitative values of the analysis and the attempt has been made to interpret the results in connection with the nutrition and the different basic metabolic processes of these species.

Literatur

Adams, R.: The use of the oxides of platinium for the catalytic reduction of organic compounds I. J. Amer. chem. Soc. **44**, 1397 (1922).

Bachstez, M., and A. Aragon: Notes on mexican drugs. II. Characteristics and composition of the fatty oil from „Gusanos de Maguey". (Caterpillars of *Acentrocneme hesperiaris.*) J. Amer. pharm. Ass. **31**, 145 (1942).

Baldwin, E.: Biochemie, Einführung in ihre Dynamik. Weinheim: Verlag Chemie 1957.

Bergmann, W.: The fatty acids of chrysalis oil. J. biol. Chem. **114**, 27 (1936).

Bloor, W. R., and R. H. Snider: Neutral fat of beef liver and other tissues. J. biol. Chem. **87**, 399 (1930).

Collin, G.: Fatty acids from the larva — fat of the beetle *Pachymerus dactris L.* Biochem. J. **27**, 1373 (1933).

Daecke, H.: Über die Verwendung papierchromatographischer Verfahren im chemischen und biologischen Unterricht. Math.-Naturw. Unterr. **6**, 134 (1953/54).

Deuel jr., H. J.: The lipids, their chemistry and biochemistry. New York: Interscience Publication 1951, 1955 and 1957.

Fiske, E., and S. Subbarow: The colorimetric determination of phosphorus. J. biol. Chem. **66**, 375 (1925).

Girol, M. L., y F. J. Girol: Ciencia (Méx.) **4**, 215 (1943). Ref. bei B. Flaschenträger u. E. Lehnartz, Physiologische Chemie, ein Lehr- und Handbuch für Ärzte, Biologen und Chemiker, Bd. 2: Der Stoffwechsel, Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1960.

Gorbach, G.: Über Mikromethoden zur Fettanalyse. Mikrochem. verein. Mikrochem. Acta **31**, 302 (1944).

Grossfeld, J.: Über das Fett der Speiseschokoladen. Z. Unters. Lebensmitt. **62**, 441 (1931).

Hastings, E., and J. H. Pepper: The fatty materials in diapausing cadling moth larvae *(Carpocapsa pomomella L.)*. Arch. Biochem. **4**, 89 (1944).

Henriques, R.: Über kalte Verseifung, Verseifungs- und Reichert-Meisslsche Zahlen. Z. angew. Chem. **1895**, H. 24, 721.

— Über kalte Verseifung. IV. Z. angew. Chem. **1897**, H. 12, 366.

Hilditch, T. P.: The chemical constitution of natural fats. London: Chapman & Hall 1949.

Hoppe-Seyler/Thierfelder: Handbuch der physiologisch- und pathologisch-chemischen Analyse, Bd. 3/2, S. 895. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1955.

Janot, M. M., et P. Faudemay: Les lipides de la cantharide de „Russie" *(Lytta vesicatoria Fb.)*. Bull. Soc. Chim. **4**, 1149 (1937).

Iyer, B. H., and P. R. Ayyer: The fatty acids from oil of cantharis *(Mylabris pustulata Fb., India)*. J. Indian Inst. Sci. **A 14**, 40 (1931).

Kapitel, W.: Die säulenchromatographische Trennung von Fettsäuren für analytische Zwecke. Fette u. Seifen **58**, 91 (1956).

Kaucher, M., H. Galbraith, V. Button and H. H. Williams: The distribution of lipids in animal tissues. Arch. Biochem. **3**, 203 (1944).

Kaufmann, H. P.: Analyse der Fette und Fettprodukte, einschließlich der Wachse, Harze und verwandter Stoffe. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1958.

—, u. J. Pollerberg: Qualitative und quantitative Papierchromatographie der Wachssäuren nach einem neuen Verfahren („Allylesterverfahren"). Fette u. Seifen **59**, 815 (1957).

Leupold, F., u. D. Eberhagen: Die ungesättigten Fettsäuren im menschlichen Blut, I. Klin. Wschr. **36**, 484 (1958).

Manunta, C.: Sul metabolismo dei grassi nella tignuola degli alveari *(Galleria melonella)*. Atti Accad. naz. Lincei IV **17**, 309 (1933).

Maurizio, A.: Factors influencing the lifespan of bees. Ciba Foundation Colloquia on ageing. Symp. Lifespan Animals **5**, 231 (1959).

Pepper, H. J., and E. Hastings: Mont. Agr. Exp. Stat. Bull. **413** (1943). Referiert bei E. Hastings u. H. J. Pepper, The fatty materials in diapausing cadling moth larvae *(Carpocapsa pomomella L.)*. Arch. Biochem. **4**, 89 (1943).

Rosenmund, K. W., u. W. Kuhnhenn: Neue Methode zur Jodzahlbestimmung in Fetten und Ölen unter Verwendung von Pyridinsulfatdibromid. Z. Unters. Nahr.- u. Genußmitt. **46**, 154 (1923).

Schulz, F. N., u. M. Becker: Zur Biologie des Mehlwurmes *(Tenebrio molitor L.)*. II. Mitt. Tenebrioglycol, ein wachsartiger Stoff. Biochem. Z. **232**, 189 (1931).

Slifer, E. H.: Insect development. I. Fatty acids in the grasshopper egg. Physiol. Zool. **3**, 503 (1930).

Smith, J. A. B.: The chemistry of the acyclic constituents of natural fats and oils. Ann. Rev. Biochem. **9**, 93 (1940).

Thoms, H.: Über ein Schmetterlingsfett. Chem. Zbl. **84** (II/2), 2052 (1913).

Timon-David, J.: Sur quelques huiles d'insects. C. R. Soc. Biol. (Paris) **96**, 1225 (1927).

— Sur les variations des graisses de réserve pendant l'évolution de la pyrale du mais *(Pyrausta nubilalis Hübn.)*. C. R. Soc. Biol. (Paris) **99**, 1799 (1928a).

— Contribution à l'étude de la constitution chimique et du metabolisme des corps gras chez les insectes. Bull. Soc. Chim. biol. (Paris) **10**, 784 (1928b).

— Contribution à l'étude de la spécifité biochimique des parasites. Huile d'*Exeristes roborator Fab.* C. R. Soc. Biol. (Paris) **106**, 829 (1931).

Ueno, S., and S. Komori: J. Soc. chem. Industr. (Tokyo) **40**, 432 (1937). Ref. J. A. B. Smith, The chemistry of the acyclic constituents of natural fats and oils. Ann. Rev. Biochem. **9**, 93 (1940).

Weber, E.: Grundriß der biologischen Statistik. Jena: VEB Gustav Fischer 1957.

Zakolska, Z.: Bull. Ass. Anat. (Paris) **2**, 515 (1929). Ref. B. Flaschenträger u. E. Lehnartz, Physiologische Chemie, ein Lehr- und Handbuch für Ärzte, Biologen und Chemiker, Bd. 2: Der Stoffwechsel. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1960.

Dr. Gerd Albrecht,
München 2, Zoologisches Institut der Universität, Luisenstr. 14

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 44, 509—522 (1961)

Zoologisches Institut der Universität München

ZUR LOKOMOTIONSMECHANIK SCHWIMMENDER DIPTERENLARVEN*

I. Mitteilung

SCHWIMMEN OHNE RUDERORGANE: CERATOPOGONIDEN UND CHIRONOMIDEN**

Von

WERNER NACHTIGALL

Mit 11 Textabbildungen

(Eingegangen am 17. März 1961)

Von den wasserbewohnenden Dipterenlarven sind vor allem die Culiciden, Ceratopogoniden und manche Chironomiden fakultative Schwimmer. Ihre sehr raschen, als „Schnicksen" oder „Schlängeln" bezeichneten Schwimmbewegungen werden nach Analysen mit der Makrozeitlupe möglichst quantitativ beschrieben, zu den morphologischen Gegebenheiten in Beziehung gesetzt und mit den bekannten Schwimmechanismen verglichen.

Methodik

Als Zeitlupe verwendete ich eine 16 mm-Kamera eigener Konstruktion für Aufnahmefrequenzen bis 800 Bilder je Sekunde. Sie registrierte die Vorgänge im mittleren Quadratzentimeter einer 5×1 cm großen Flachküvette, in deren Längsrichtung die Tiere schwammen. Ein mitgefilmter Maßstab und eine Serie von Lichtblitzen bekannter Frequenz auf dem Filmrand lieferten die Zeit- und Wegeinheiten für die graphische Auswertung. Aus übereinandergezeichneten Einzelbildern kann man die Bewegung einzelner Körperpunkte zueinander entnehmen und kurvenmäßig darstellen, aus in Schwimmrichtung versetzt gezeichneten die Bewegung bestimmter Körperpunkte gegen äußere Bezugspunkte. Zum visuellen Vergleich werden die analysierten Filmszenen im Auswerteprojektor bei 50facher Verlangsamung vorgeführt.

Ceratopogonidenlarven

Ergebnisse der Filmanalyse. Die Ceratopogonidenlarven führen rasche horizontale Schlängelbewegungen aus. Abb. 1 zeigt elf Einzelphasen eines Schlängelvorgangs, die in Abb. 2a so übereinander gezeichnet sind, daß sich das Vorderende auf einer Geraden senkrecht zur Schwimmrichtung bewegt. Die resultierende Wellenfigur, deren Länge gleich der einer Körperwelle λ ist, besitzt, gemessen von der Kopfachse, bei geradzahligen $\lambda/4$ „Bäuche", die an den Enden offen sind, bei ungeradzahligen $\lambda/4$ „Knoten". Die Amplituden des Vorderendes und der

* Herrn Prof. Dr. W. JACOBS zum 60. Geburtstag gewidmet.

** Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Mitte sind gleich, die des Hinterendes größer. In Abb. 2b sind die Einzelphasen zeitlich richtig gegeneinander versetzt zusammengezeichnet. Die Bahnkurven der Körperendpunkte sind sägezahnförmig, und zwar bewegen sich Vorder- und Hinterende gegenphasig, wobei sie abwechselnd das steilere oder flachere Periodenviertel beschreiben. Eigenartigerweise verlaufen aber die in Schwimmrichtung weisenden Komponenten dieser Bewegung (Schwimmgeschwindigkeit) nach Abb. 3 ± sinusförmig gegenphasig und amplitudengleich, die senkrecht dazu verlaufenden Komponenten (Seitgeschwindigkeit) ± sinusförmig, gleichphasig und amplitudenverschieden. Die Schwanzamplitude ist dabei größer als die Kopfamplitude.

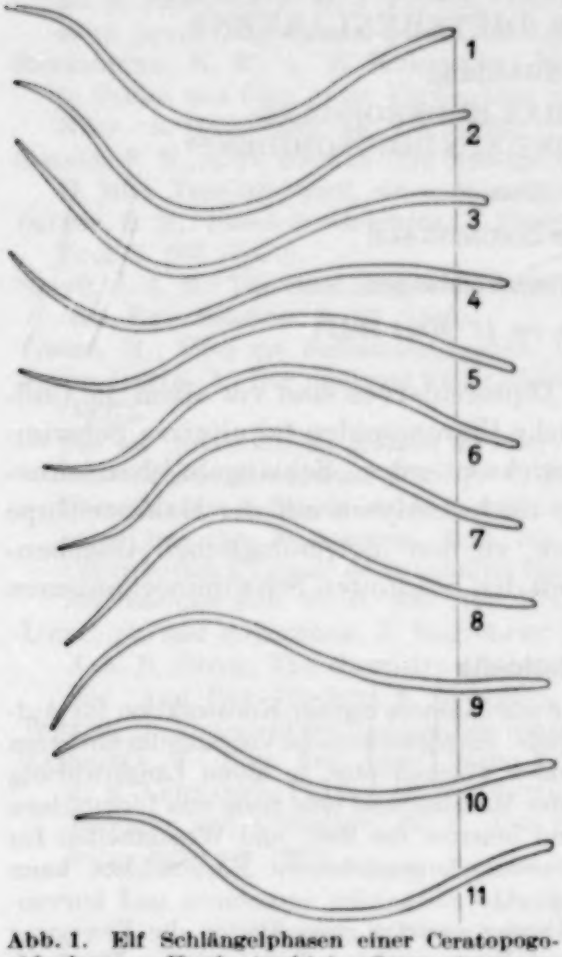

Abb. 1. Elf Schlängelphasen einer Ceratopogonidenlarve. Kopf (rechts), Segmentgrenzen, Schwanzborsten nicht abgesetzt. Gezeichnet ist jedes 4. Bild aus einem mit 400 Bildern pro Sekunde aufgenommenen Zeitlupenfilm: der Zeitabstand zwischen zwei gezeichneten Phasen beträgt 10 msec. 1/7 der Körperlänge von 10 mm entfällt auf die Schwanzborsten. Die Bildnummern in Abb. 1—4 bezeichnen die gleichen Bewegungsphasen

Die nach hinten laufende metachrone Körperwelle verläuft, gemessen am Schnittpunkt mit der mittleren Bewegungslängsrichtung, mit inkonstanter Geschwindigkeit v_r (s. Abb. 3), wobei v_{max} an den Bäuchen, v_{min} an den Knoten auftritt. Der Verlauf der Transversalgeschwindigkeit des Schwanzendes zeigt eine gewisse Parallele zu dem der metachronen Welle. Die nach rückwärts gerichtete Geschwindigkeit der metachronen Welle ist stets wesentlich größer als die Vorwärtsgeschwindigkeit irgendeines Körperpunkts. Der Winkel zwischen Körper und Bewegungslängsachse, der Anstellwinkel α (s. Abb. 2a) ist an den Knoten am größten, an den Bäuchen am kleinsten und verläuft somit etwa gegenphasig zur Geschwindigkeit der metachronen Welle. Unter den Bedingungen der Abb. 2a beschreibt jeder Körperpunkt eine senkrecht zur Bewegungsrichtung stehende, gebeugte 8-Figur, die bei $\lambda/2$ zu einer Geraden zusammenschrumpft und ihre Beugungsrichtung umkehrt. Die

Schwanzspitze liegt nahe bei $\lambda/2$ und beschreibt nahezu ein Ellipsensegment. Jedes Körpersegment besitzt die größte Transversalgeschwindigkeit und den größten Anstellwinkel zur Schwimmrichtung, wenn es die Bewegungslängsrichtung kreuzt (Abb. 2a und 3); an den äußersten Seitstellungen wird der Anstellwinkel gleich Null. Die Abbiegung eines Körpersegments nach hinten wechselt zwischen konkav und konvex jeweils beim Überkreuzen der Bewegungslängsrichtung und bei den äußersten Extremstellungen (Abb. 2a).

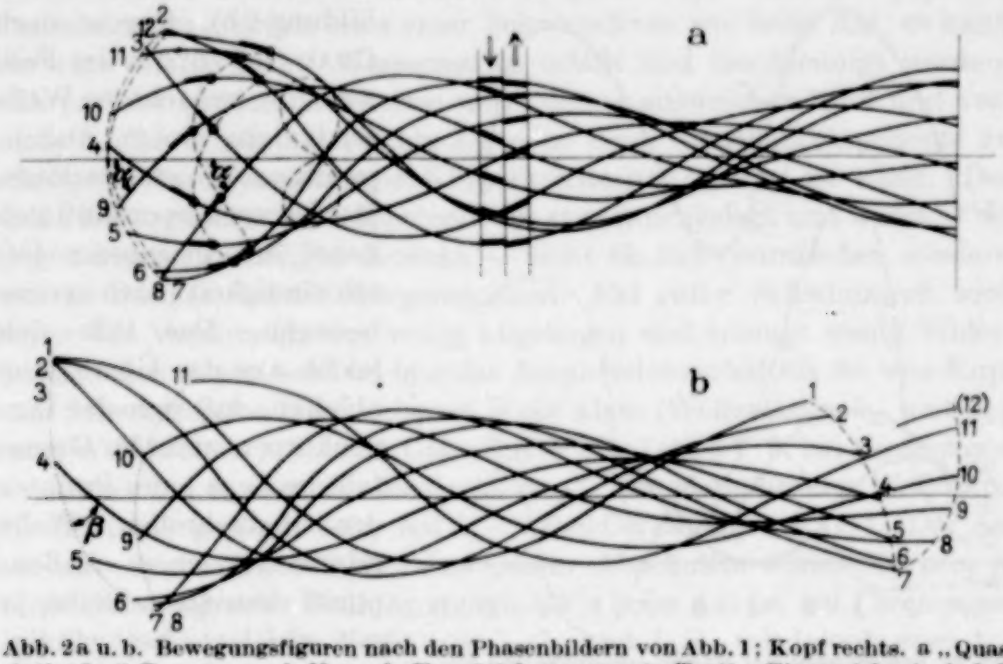

Abb. 2a u. b. Bewegungsfiguren nach den Phasenbildern von Abb. 1; Kopf rechts. a „Quasistationäre" Bewegung. b Normale Vorwärtsbewegung (s. Text). Eingezeichnet sind die beschriebenen 8-Figuren von drei Körperpunkten, die Anstellrichtungen eines Körpersegments während der Beschreibung einer 8-förmigen Bahn, die Änderung der Biegung des Körpers bei der Hin- und Herbewegung (Pfeile), sowie die von den Körperenden beschriebenen Sägezahnkurven. Die 8-Figuren überlagern sich nach GRAY (1933a) den Bahnen der Körper(end)punkte beim freien Schwimmen so, daß der Anstellwinkel α und damit der Vortrieb vergrößert wird; sie werden nicht aktiv erzeugt, sondern treten in der gleichen Weise auf wie bei undehnbaren Saiten, deren einer Endpunkt auf der Kopfbahn von Abb. 2a hin und her bewegt wird

Vergleich mit dem Aaltyp. Von den angeführten Parametern des Schlängelschwimmens wurden die Bedeutung der metachronen Welle, des Anstellwinkels, der 8-Figur und der Segmentbewegungen bereits von GRAY (1933a) für den Aal beschrieben und diskutiert. Meine Untersuchungen stimmen damit überein und sollen deshalb nicht angeführt werden. Nach den Messungen unterscheidet sich das Schlängelschwimmen der Ceratopogoniden vom Aaltyp in folgenden Punkten: Die Körperenden der Larve bewegen sich nicht auf einer Sinuskurve, sondern auf einer Sägezahnkurve. Die Schwanzspitze beschreibt keine ausgebildete 8-Figur, sondern angenähert ein Ellipsensegment. Die Geschwindigkeit der metachronen Welle schwankt in bestimmter Weise. Der Anstell-

winkel wird nicht nach hinten zunehmend größer, sondern hat Maxima an den Knoten. Diesen Unterschieden zufolge schwimmen die Ceratopogonidenlarven nach einem andersartigen Schlängeltyp.

Beim Schlängeln entsteht durch das scheinbare Rückwärtswandern schräggestellter Körperabschnitte mit der metachronen Welle dann eine Vortriebskomponente des induzierten Wasserwiderstands W, wenn jedes betrachtete Körpersegment gegen die von ihm beschriebene Bahn einen Bahnwinkel β bildet (Abbildung 2b). Das ist nach GRAY (1933b) nur der Fall, wenn die metachrone Welle relativ zu einem Außenpunkt nach *hinten* verläuft. Der Larvenkörper muß sich dabei mit geringerer Geschwindigkeit nach vorne bewegen. Das läßt sich leicht aus der Überlegung ableiten, daß sich der Larvenkörper, wenn im Grenzfall die Lage eines Punktes der metachronen Welle relativ zu einem Außenpunkt konstant bleibt, ja mit *gleicher* Geschwindigkeit nach vorne bewegt. Je größer nun der Geschwindigkeitsunterschied zwischen rückwärtswandernder Welle (v_r) und vorwärtsschwimmendem Körper (c) ist, desto steiler ist die etwa vom Körperende beschriebene Bahn (s. Abb. 2b) desto größer ist der Bahnwinkel β, der Vortrieb V und die eingesetzte Muskelkraft. Aus der Ruhe beschleunigt ein Schlängelschwimmer mit maximalem β unter Abnahme von v_r so lange, bis β so klein wird, daß $V = W$ und $c = \text{const.}$, wobei sich das Schwanzende im günstigen Fall seiner Bahn mit kleinem β annähert. Wird die Schlängelfrequenz f erhöht, so vergrößert sich β und damit v_r. Infolgedessen beschleunigt sich das Tier bis auf ein höheres, konstantes c. Für jede Schlängelfrequenz wird sich also eine definierte Schwimmgeschwindigkeit c einstellen, die nur von den geometrischen Konstanten des Körpers abhängt: $c = p \cdot f$.

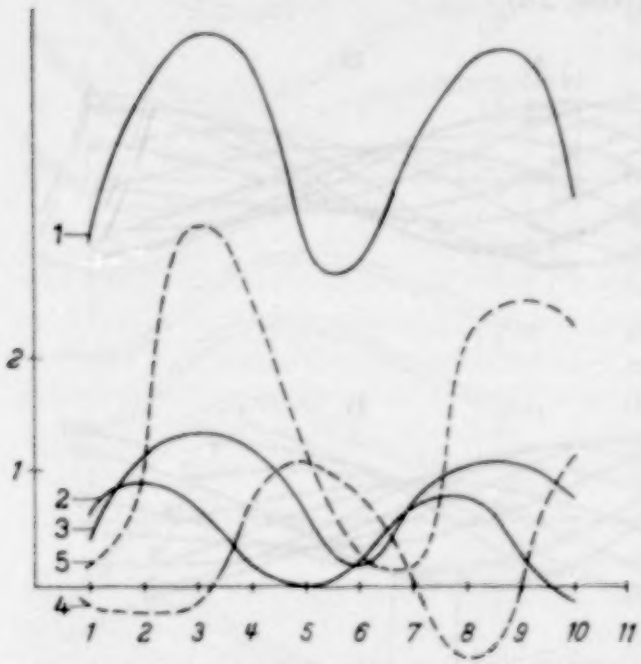

Abb. 3. Bewegungen der Körperendpunkte und Vergleich zur Phasenlage der metachronen Welle. Abszissenzahlen nach Abb. 1, Ordinate: willkürliche Einheiten. *1* Geschwindigkeit der metachronen Welle v_r, *2* Vorwärtsgeschwindigkeit Kopf; *3* Seitwärtsgeschwindigkeit Kopf; *4* Vorwärtsgeschwindigkeit Schwanz; *5* Seitwärtsgeschwindigkeit Schwanz. Kurve 1 der Deutlichkeit halber soweit nach oben verschoben, daß $v_r = 0$ bei Ordinatenwert 2

Nun ist f und damit v_r bei der schwimmenden Ceratopogonidenlarve nur wenig variabel und zumeist maximal. Es stellt sich rasch ein kleines,

konstantes c ein, bei dem jedoch die Größen von β und v_r/c etwa so sind wie während einer *Beschleunigungsphase* beim Aal. Das bedeutet für die Larve einen ungünstigeren Schlängeltyp: der Bruchteil der verfügbaren Muskelkraft, der als „Schwimmkraft" dem Wasser mitgeteilt werden kann, und damit die Schwimmgeschwindigkeit und ein Gütegrad des Tierkörpers als Vortriebsmechanismus ist bei der Larve selbst beim schnellstmöglichen Schlängeln relativ wesentlich kleiner als beim Aal.

Tatsächlich fehlt dem drehrunden, glatten Larvenkörper jegliches Ruderorgan in Gestalt etwa einer Schwanzfinne wie beim Aal; es kann nur eine relativ kleine Wassermenge erfaßt und beschleunigt werden, während der größte Teil dorsal und ventral ausweichen muß und verwirbelt, also Muskelkraft schluckt, ohne eine Vortriebskomponente zu erzeugen: die „geometrische Körperkonstante" $p = c/f$ ist klein. Der steife Borstenkranz am Körperende ist zusammengelegt und wirkt — im Gegensatz zur bisherigen Ansicht — nicht als Schwimmfächer, sondern wie ein dünnes, letztes Körpersegment. Bei guten Schwimmern wird ferner das Vorderende nur wenig abgebogen und erzeugt wenig Widerstand; dementsprechend ist hier das Amplitudenverhältnis der von Kopf und Schwanzspitze beschriebenen Welle klein (Wellenlänge λ_K und λ_S), beim Weißfisch $> 1:4$, beim Glasaal ($l = 7$ cm) etwa $1:3$, bei *Ceratopogon* ($l = 1$ cm) $1:1{,}6$. Für die Wellenlänge λ_m der metachronen Welle und die Körperlänge l gilt beim Aal $\lambda_m < l$, bei Ceratopogon $\lambda_m = l$. Der Aal hat also in der Zeiteinheit relativ mehr Abschnitte seines Körpers in vortriebserzeugender Stellung stehen. Wie beim Aal ist bei *Ceratopogon* $\lambda_K = \lambda_S$, jedoch ist das Verhältnis λ_K/λ_m und λ_S/λ_m mit jeweils etwa $1:5$ relativ kleiner als beim Aal. Die metachrone Welle läuft etwa viermal schneller nach hinten, als sich die Larve nach vorne bewegt; der „Fortschrittsgrad c/v_r ist nur 0,25 (Aal: 0,6—0,7) und die pro Schlängelbewegung zurückgelegte Körperlänge nur $^1/_5 \cdot l$ (Aal: $^1/_3$—$^1/_2 \cdot l$). Die Absolutgeschwindigkeit für die 1 cm lange Larve ist 18 mm/sec bei einer Frequenz von neun Schlängelbewegungen pro Sekunde. Nach diesen Größen ist neben der Körperform auch der Schlängeltyp der Ceratopogoniden hydromechanisch ungünstiger als beim Aal. Er soll nun diskutiert werden.

Funktionelle Kinematik. Die Sinuskurven der Körperenden beim Aal ergeben sich als Bahnkurven der senkrecht zur Schwimmrichtung erfolgenden Pendelbewegung der Endpunkte bei *konstanter* Schwimmgeschwindigkeit c. Bei den Ceratopogoniden resultieren Sägezahnkurven. Da nach den Filmstreifen die Pendelbewegung der Körperendpunkte in gleicher Weise erfolgt, muß die Schwimmgeschwindigkeit c *inkonstant* sein. Tatsächlich schwankt sie während einer Schlängelbewegung zwischen Null und einem Maximalwert sinusförmig (s. Abb. 3). In gleicher Weise muß sich nach $V = \text{prop}\, c^2$ die Wurzel der Gesamtvortriebskraft $\sqrt{V_{ges}}$ verändert haben, wobei V_{ges} in erster Näherung gleich ist der Summe aller Einzelschübe, die jedes während eines Schlängelvorgangs

scheinbar auf der Mittellinie nach hinten wandernde Körpersegment erzeugt: $V_{ges} = \sum n \cdot p \cdot \sin \alpha \cdot v_r^2$: Nach Abb. 4 ist die Kurve für $\sqrt{V_{ges}}$ mit der Kurve der Schwimmgeschwindigkeit phasengleich und stimmt, auf gleiche Größe gebracht, für die obige Voraussetzung und für einen Gesamtfehler von $\pm 3\%$ bei der graphischen Analyse befriedigend mit ihrem Verlauf überein. Somit ist der den Ceratopogoniden eigene, hydrodynamisch nicht optimale Schlängeltyp — der sich am auffälligsten in einer ähnlichen Sägezahnbahn des Körperendes äußert, wie sie GRAY (1933c) beim schwanzfinnenamputierten (!) Weißfisch erhalten hat — eine Folge der charakteristischen Veränderungen von Anstellwinkel α und Geschwindigkeit der metachronen Welle v_r während eines Schlängelvorgangs.

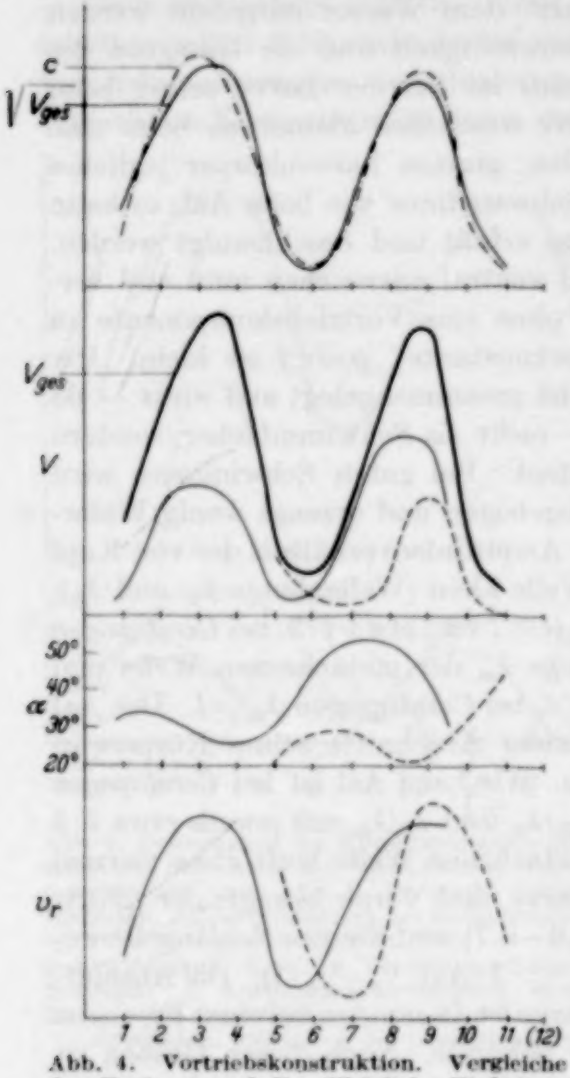

Abb. 4. Vortriebskonstruktion. Vergleiche den Text. v_r und V willkürliche Einheiten. Ausgezogen, gestrichelt und punktiert Geschwindigkeiten (v_r), Anstellwinkel (α) und Vortriebe (V) von drei auftretenden Schnittpunkten der metachronen Welle mit der Bewegungslängsrichtung. V_{ges} Gesamtvortrieb, c Schwimmgeschwindigkeit. Abszissenzahlen nach Abb. 1, Abstand 10 msec

Diese Veränderungen lassen sich schließlich auf die verschiedenen mechanischen Eigenschaften der einzelnen Körperabschnitte zurückführen. α und v_r sind zur Vortriebskonstruktion einzeln zu betrachten, beschreiben aber den gleichen Vorgang, nämlich die Wanderung der metachronen Welle über verschieden steife Körperabschnitte. v_r ist um so größer und damit α um so kleiner, je steifer, d.h. je muskulöser und dicker der betrachtete Körperteil ist, je größeren Widerstand er also der aktiven Verformung durch die einseitige Muskelkontraktion und der passiven Verformung durch die nach hinten laufende metachrone Welle entgegensetzt. Deshalb nimmt v_r (α) im dünneren hinteren Körperdrittel mit seiner schwachen Muskulatur ab (zu). Da aber die lange, zusammengelegte Borstenreihe am Schwanzende wieder relativ steifer ist, nimmt V_r (α) wieder zu (ab), woraus sich der hintere „Knoten" in Abb. 2a erklärt.

Beim Aal nimmt dagegen im letzten Körperdrittel v_r (α) kontinuierlich ab (zu), was vortriebstechnisch ungünstiger ist. In diesem einzigen Punkt ist *Ceratopogon* dem Aal überlegen; das wird aber durch die hydromechanisch wesentlich bessere Ausbildung des Körperendes beim Aal (Schwanzfinne) mehr als ausgeglichen. Der im Vorderteil gelegene „Knoten" (Abb. 2a) ist bei *Ceratopogon* und beim Aal in gleicher Weise vorhanden als Folge des besonders steifen Kopfendes, das die Wellenbewegung nur andeutungsweise mitmacht. Es ergibt sich für *Ceratopogon*, daß die alternierenden, vortriebserzeugenden Muskelkontraktionen im wesentlichen auf die Segmente des zweiten und dritten Körperfünftels beschränkt sein müssen.

Vortriebserzeugung. Es gelang bisher nicht, das Schlängelschwimmen bei höheren Reynoldschen Zahlen hinsichtlich seiner Dynamik und Wirkungsgrade quantitativ zu beschreiben (Spermatozoenbewegung s. GRAY and HANCOCK 1955). Qualitative Analysen ergaben für *Ceratopogon* ganz ähnliche Resultate wie sie GRAY (1933a) für den Aal beschrieben hat. Sie seien deshalb bis auf ein einfaches Schema zum Verständnis der Kräfteverhältnisse nicht mehr angeführt. Jedes Körpersegment bewegt sich beim Schlängeln mit einer gewissen Bahngeschwindigkeit unter einem Anstellwinkel β nach vorne-seitwärts. Aus der Vorwärts- und Seitwärtsgeschwindigkeit (v_v, v_s) resultiert die Richtung der Anströmung v_{res} bei einem Bahnelement (s. Abb. 5). Die durch die Ablenkung des Wassers entstehende Strömungskraft K_r ist entgegengesetzt gleich groß der vom Körpersegment auf das Wasser übertragenen Muskelkraft. Ihre beiden Komponenten senkrecht und parallel zum Körpersegment sind die Druck- und Reibungskraft D und R, von denen sich D in den Vortrieb V_D und den Seitentrieb S_D zerlegt, R in den Rücktrieb R_R und Seitentrieb S_R. Der insgesamt resultierende Vortrieb und Seitentrieb ist also $V_{ges} = V_D - R_R$ und $S_{ges} = S_D + S_R$. Das Tier bewegt sich somit vorwärts, wenn $V_D > R_R$, und zwar mit um so besserer Ausnützung der Muskelkraft, je größer $V_{ges}/V_{ges} + R_{ges}$ ist; seine Schwimmgeschwindigkeit c wird konstant, wenn die Summe aller auf jedes Segment wirkenden Kräfte gleich Null ist.

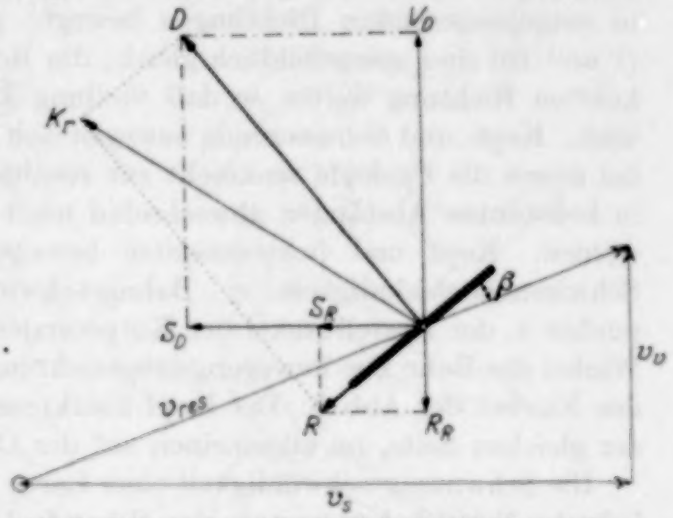

Abb. 5. Schema zum Verständnis der Kräfteverteilung beim Schlängelschwimmen. In Anlehnung an GRAY (1933a). Bezeichnungen im Text

Chironomidenlarven

Der in der Literatur als „8-förmig" und „schnicksend" bezeichnete Schwimmvorgang der Chironomidenlarven (*Chironomus plumosus*-Gruppe, meist sessile Bewohner der Schlammoberfläche) ist von den bisher bekannten Bewegungstypen in der Art der Vortriebserzeugung prinzipiell verschieden.

Ergebnisse der Filmanalyse. Abb. 6 zeigt 16 Einzelphasen einer Schnicksbewegung. Wie ersichtlich dreht sich die Larve von einer maximal eingerollten Stellung in die andere, wobei sie Kopf und Schwanz in entgegengesetzten Richtungen bewegt. Anfangs- und Endstellung (1 und 16) sind spiegelbildlich gleich; die Bewegung geht in der umgekehrten Richtung weiter, so daß Stellung 32 wieder gleich Stellung 1 wäre. Kopf- und Schwanzende bewegen sich jeweils auf Cycloidbahnen, bei denen die Cycloide senkrecht zur resultierenden Schwimmrichtung in konstanten Abständen abwechselnd nach beiden Seiten beschrieben werden. Kopf und Schwanzspitze bewegen sich gegenphasig. Die Schwimmgeschwindigkeit c, Bahngeschwindigkeit der Körperendpunkte v, der Anstellwinkel der Körperenden zu ihrer Bahn β und der Winkel der Bahn zur Bewegungslängsrichtung γ ändern sich dabei nach den Kurven der Abb. 9. Der Kopf überkreuzt den Schwanz immer auf der gleichen Seite, im allgemeinen auf der Oberseite.

Die Schwimmgeschwindigkeit einer Larve von 5,5 mm Länge beträgt bei zehn Schnicksbewegungen pro Sekunde 1,7 mm/sec. Sie legt also in jeder Bewegungsphase nur etwa ein Drittel ihrer Körperlänge zurück, obwohl die Bahngeschwindigkeiten des Vorder- und Hinterendes maximal 14 und 12,5 mm/sec, durchschnittlich 4,8 und 6,2 mm/sec betragen. Ihr „Fortschrittsgrad" c_a/v_a beträgt nur etwa 0,3.

Vortriebserzeugung. Die beschriebenen und in Abb. 7—9 dargestellten kinematischen Größen ermöglichen eine zunächst qualitative Beschreibung des Schwimmvorgangs und der Vortriebsweise an Hand der Phasenbilder von Abb. 6. Im ersten Viertel (1—4) wird der Kopf vorgestreckt, der Schwanz beginnt sich abzurollen, Vorder- und Hinterende erzeugen leichten *Rück*trieb (Abb. 10), insgesamt entsteht ein kleiner Vortrieb durch das nach hinten-oben (s. Abb. 7) wandernde halbrunde Rumpfstück. Die Schwimmgeschwindigkeit ist klein. Im zweitel Viertel (5—8) beginnt der Kopf nach vorne-unten zu wandern, der Schwanz schlägt nach hinten. Das Vorderende erzeugt nur leichten Rücktrieb, das Hinterende erreicht nach anfänglichem leichten Rücktrieb sehr rasch sein Vortriebsmaximum. Der Gesamtvortrieb wird also vom Hinterende erzeugt, die Schwimmgeschwindigkeit steigt rasch an. Das dritte Viertel (8—12) ist die Hauptvortriebsphase; der Kopf bewegt sich rasch nach unten-hinten, der Schwanz rasch nach unten-vorn. Das Vorderende erzeugt rasch zunehmenden, schließlich maximalen Vortrieb,

während das Hinterende von Maximalvortrieb zu Maximalrücktrieb umschlägt. Der Gesamtvortrieb, zu dem nun das Vorderende den größten Teil beiträgt, hat zu Beginn der Phase sein Maximum und sinkt schließ-

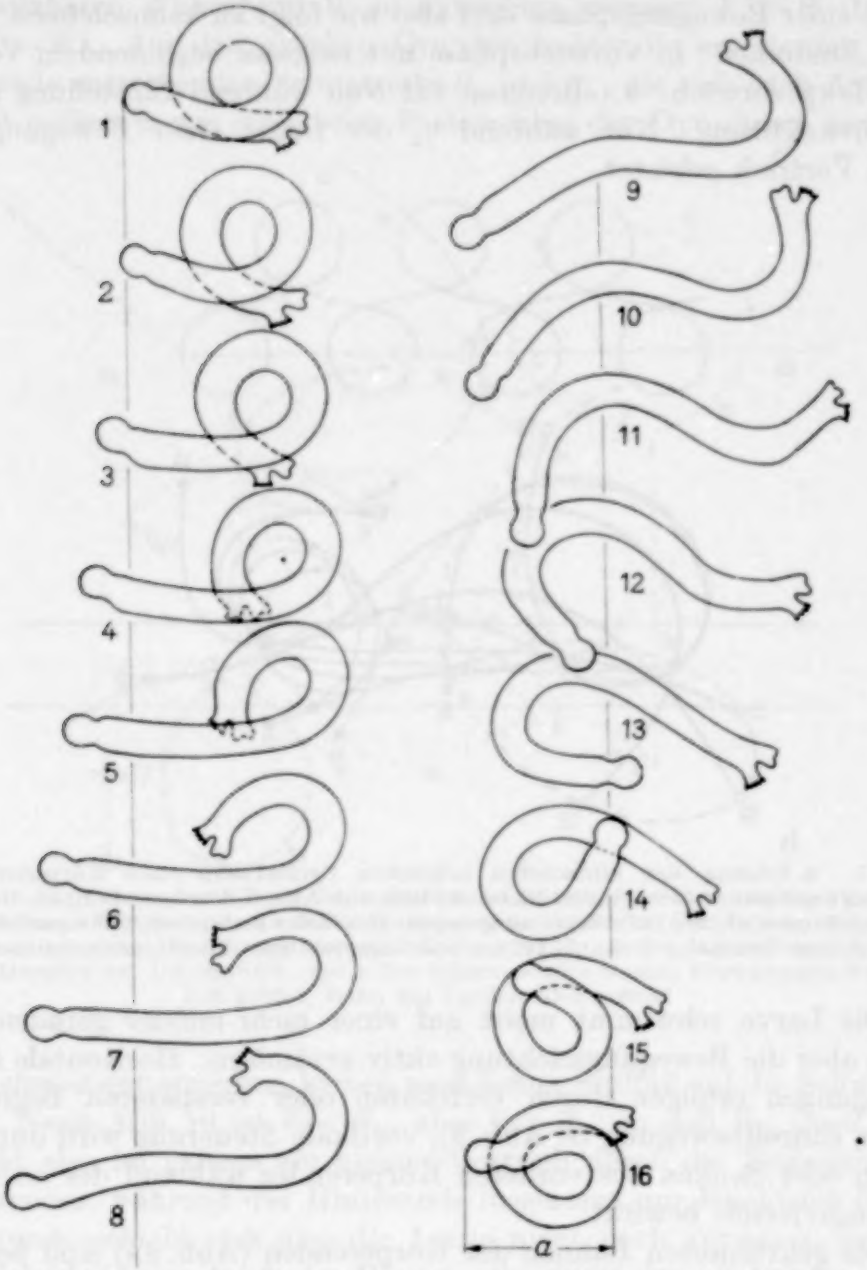

Abb. 6. Sechzehn Phasen der Schnicksbewegung einer Chironomidenlarve. Gezeichnet ist jedes 4. Bild aus einem mit 400 Bildern pro Sekunde aufgenommenen Zeitlupenfilm (Zeitabstand zwischen zwei gezeichneten Phasen 10 msec). Die Bildnummern in Abb. 6—11 bezeichnen die gleichen Bewegungsphasen. Phase 16 ist spiegelbildlich gleich 1. Die zurückgelegte Strecke *a* ist nur etwa gleich einem Drittel der Körperlänge

lich auf Null, die Schwimmgeschwindigkeit fällt vom Maximalwert rasch auf kleine Werte ab. Im letzten Viertel (12—16) bewegt sich der Kopf gegen die Schwimmrichtung nach hinten und weiter nach vorne-oben,

der Schwanz schlägt langsam weiter nach unten-vorne und wird schließlich passiv nachgezogen. Vorder- und Hinterende erzeugen nur starken Rücktrieb, die Schwimmgeschwindigkeit sinkt auf Null ab. Die vier Teile einer Bewegungsphase sind also wie folgt zu kennzeichnen: 1. und 2.: „Eindrehen" in Vortriebsphase mit langsam beginnendem Vortrieb. 3.: Hauptvortrieb. 4.: Bremsen auf Null während Einstellung in neue Eindrehrichtung. Nur während $^1/_5$ der Dauer einer Bewegungsphase wird Vortrieb geleistet.

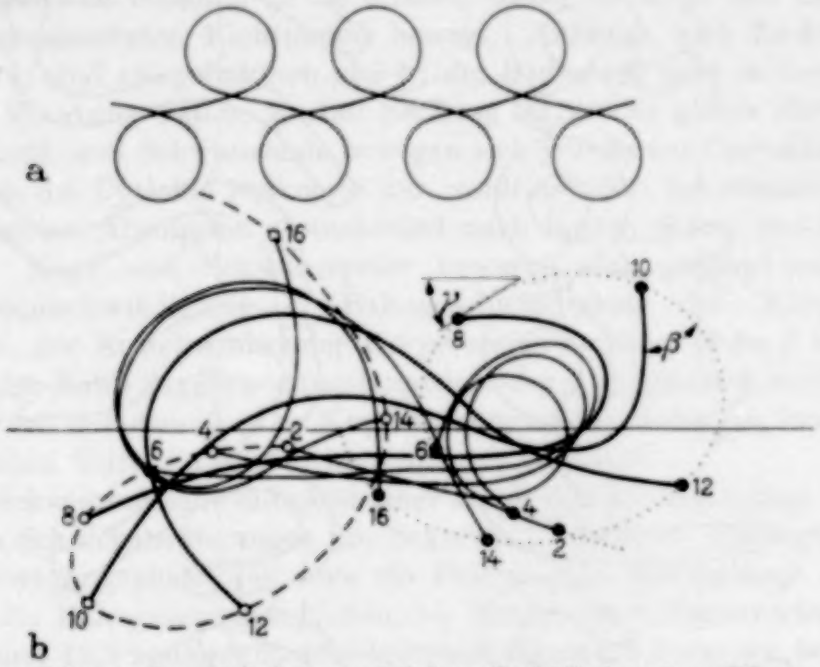

Abb. 7. a Schema der einfachsten möglichen Cycloidbahn eines Körperendpunkts. b Bewegungsfigur etwa nach den Phasenbildern von Abb. 6, Vorderende links, Hauptvortriebsstellungen (*8*, *10*, *12*) stärker ausgezogen, Kopfbahn gestrichelt, Schwanzbahn punktiert. β-Anstellwinkel, γ-Bahnwinkel zur Schwimmrichtung. Phasennummern nach Abb. 6

Die Larve schwimmt meist auf einer mehr-minder geraden Bahn, kann aber die Bewegungsrichtung aktiv verändern. Horizontale Steuerbewegungen erfolgen durch verfrühten oder verspäteten Beginn der neuen Einrollbewegung (s. Abb. 8), vertikale Steuerung wird durch Anheben oder Senken des vorderen Körperendes während des ersten Bewegungsviertels bewirkt.

Die gekrümmten Bahnen der Körperenden (Abb. 8a) sind beim ungestörten Gradausschwimmen meist angenähert kreisförmige Ellipsen. Wenn die Larve knapp über dem Boden schwimmt, hakt sie sich bisweilen im Schlamm mit dem Hinterende ein, dessen Bahnkurve dann weit steiler verläuft (Abb. 8b), während die Schwimmgeschwindigkeit auf das Anderthalb- bis Zweifache ansteigt. Der Reibungswiderstand zwischen Hinterende und Schlammoberfläche wirkt dabei in gleicher Weise wie eine Ruderfläche wirken würde, wenn eine solche am Körperende

vorhanden wäre. Danach ist der Chironomidenkörper ein schlechter Schwimmapparat, da er die einsetzbare Kraft K' nur zum geringen Teil dem Wasser mitteilen kann und somit nur einen geringen für den Vortrieb nutzbaren Widerstand W zu induzieren vermag: $K' \gg W$ (Idealfall: $K' = W$). Aus den gleichen Gründen haben die am Vorder- und Hinterende entstehenden Seitentriebe S_v und S_h, die sich nach Abb. 11 ja nicht aufheben wie etwa beim Ruderschlag der Dytisciden, sondern

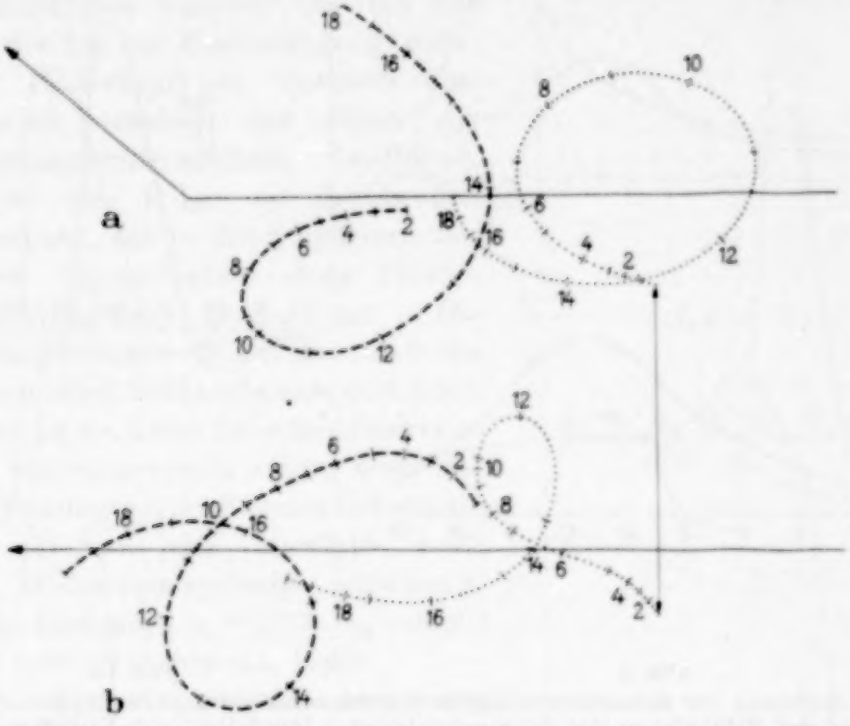

Abb. 8a u. b. Bahnen der Körperendpunkte. Kopf gestrichelt, Schwanzspitze punktiert. Punktabstand 10 msec. a Freies Schwimmen mit anschließender Rechtsdrehung des Vorderendes. Bahn des Hinterendes normal. Nach Abb. 7b. b Schwimmen mit Schleifen des Hinterendes am Untergrund. Bahn des Schwanzendes steiler, Schwimmgeschwindigkeit größer, Bahn des Vorderendes normal

ein Drehmoment erzeugen, keinen merklichen Einfluß auf die Schwimmbahn. Nach Abb. 10 ist $V_h < R_h$, aber $V_v > R_v$, so daß $V_{ges} \gtrless R_{ges}$; es entsteht also im ganzen ein kleiner Vortrieb durch die Bewegung des Vorderendes, während das Hinterende insgesamt nur Rücktrieb liefert. Im Grunde schiebt sich also die Larve nicht nach vorwärts, sondern *zieht* sich gleichsam durch das Wasser. Somit ist das „Schnicksen" der Chironomidenlarven offensichtlich eine unrentable Art zu schwimmen.

Wirkungsgrad. Eine exakte quantitative Beschreibung der Schwimmdynamik des „Schnicksens" ist nicht möglich, jedoch lassen sich einige Werte durch graphische Analyse gewinnen. Es wird folgendes vorausgesetzt: Die beiden mittleren Körperviertel werden passiv in Bahnrichtung nachgezogen und erzeugen nur Reibungswiderstand, die beiden äußeren Körperviertel erzeugen allein Vor- und Rücktrieb, sie werden durch ihre Sehne ersetzt; ferner haben sie im ganzen gleichen

Querschnitt und gleichen Widerstandsbeiwert und bewegen sich mit einem Anstellwinkel von 20—90° zur Bahnrichtung. Diese Voraussetzungen sind angenähert erfüllt.

Dann ist der Vor- bzw. Rücktrieb V, $R = p \cdot v^2 \cdot \sin\beta \cdot \sin\gamma$ und der Seitentrieb $S = p \cdot v^2 \cdot \sin\beta \cdot \cos\gamma$ (Erläuterungen s. oben und Abb. 10). Die Parameter (Abb. 9) sind in Abb. 10 und 11 verrechnet zur Kurve des Gesamtvortriebs und der Seitentriebe. Die von der ausgezogenen

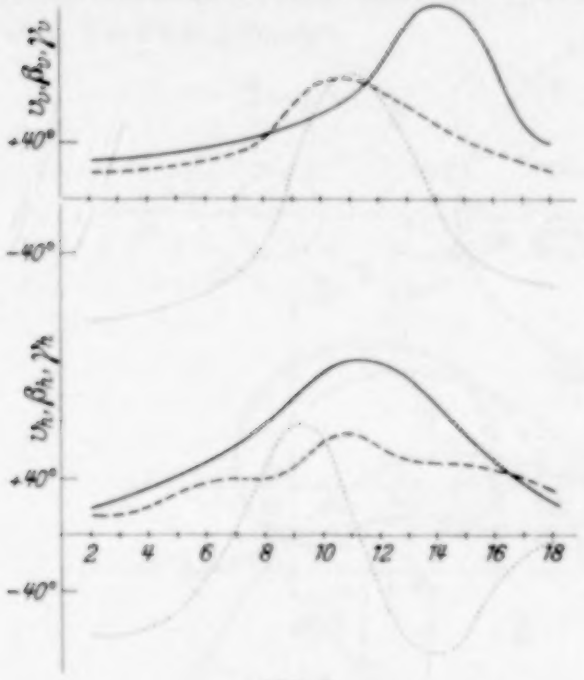

Abb. 9

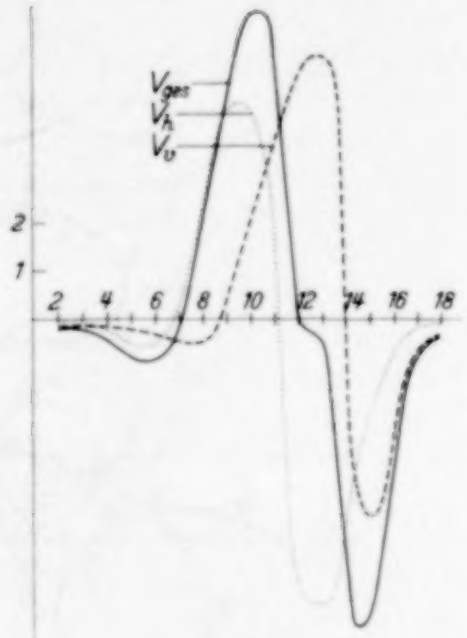

Abb. 10

Abb. 9. Änderung der Bahngeschwindigkeit v (ausgezogen), des Anstellwinkels β (gestrichelt) und des Bahnwinkels zur Schwimmrichtung γ (punktiert) von Vorderende (obere Kurven) und Hinterende (untere Kurven) während eines Schnicksvorgangs. Vortriebserzeugende Stellungen von γ über der Abszisse, rücktriebserzeugende Stellungen unter der Abszisse. Für v willkürliche Ordinateneinheiten. Abszissenzahlen nach Abb. 6

Abb. 10. Verteilung des Vortriebs (über der Abszisse) und Rücktriebs (unter der Abszisse) von Vorderkörper V_v (gestrichelt) und Hinterkörper V_h (punktiert) während eines Schnicksvorgangs. Gesamtvor(rück)trieb ausgezogen. Ordinate: Willkürliche Einheiten. Abszissenzahlen nach Abb. 6

Kurve der Abb. 10 mit der Abszisse eingeschlossenen Flächen stellen z. B. den Vortriebs- und Rücktriebsimpuls dar, also die zeitlichen Integrale der in und gegen die Bewegungsrichtung weisenden Komponenten der Ruderkraft. Die vom Larvenkörper dem Wasser mitgeteilte Kraft K läßt sich zerlegen in eine in Bewegungsrichtung weisende Komponente B und eine Seitentriebskomponente S; B setzt sich zusammen aus dem Vortrieb V und dem entgegengerichteten Rücktrieb R. Es gilt also $K \xrightarrow[(-S)]{\eta_1} B \xrightarrow[(-R)]{\eta_2} V$. Die Größe von V gegen K ist ein wichtiges Kriterium des hydrodynamischen Gütegrads einer Schwimmbewegung. Sie hängt ab von den Wirkungsgraden η nach $V = \eta_1 \cdot \eta_2 \cdot K$. Dabei ist η definiert

als das Verhältnis der abgegebenen Leistung N_a zur zugeführten Leistung N_z, wobei $N_z = N_a +$ Verlustleistung. Für $N_a \mathrel{\widehat{=}}$ Vortrieb stellt z. B. der Rücktrieb die Verlustleistung dar. Aus Abb. 10 und 11 läßt sich bestimmen: $\eta_1 = 0{,}39 \approx 0{,}40$, $\eta_2 = 0{,}08$ also $\eta_{ges} = 0{,}032$.

Diskussion. Die Wirkungsgrade sind sehr gering. 60% der eingesetzten Kraft entfallen auf den für die Lokomotion unwichtigen Seitentrieb, 92% von den restlichen 40% gehen durch den Rücktrieb verloren, so daß nur 3,2% der für die Fortbewegung nutzbaren Ruderkraft in Vortrieb umgewandelt werden, der allein die Schwimmgeschwindigkeit bestimmt. Das ist eine Folge der drehrunden Körperform, die in ihren hydromechanischen Eigenschaften dem Ceratopogonidenkörper ähnlich ist. Die stummelförmigen Brustfüße sowie die Nachschieber, Schlauchpaare und Analkiemen haben keine Schwimmfunktion. Gute Schwimmtypen zeigen weit bessere Wirkungsgrade. Für den Schwimmkäfer *Acilius*, der ebenfalls nach dem Widerstandsprinzip schwimmt, wurde bestimmt $\eta_1 = 0{,}77$; $\eta_2 = 0{,}80$; $\eta_{ges} = 0{,}62$ (NACHTIGALL 1960).

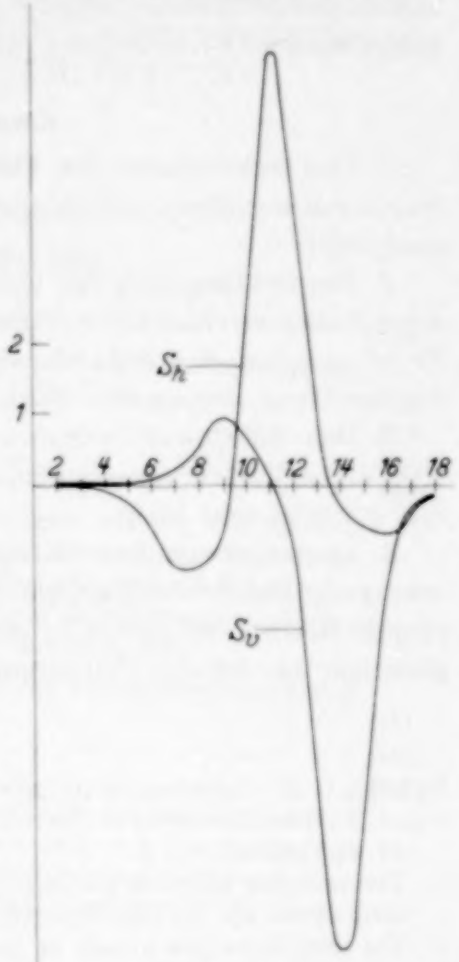

Abb. 11. Vergleich der Seitentriebe von Vorderende (S_v) und Hinterende (S_h). Die Seitentriebe verlaufen etwa ähnlich und gleich groß, aber phasenverschoben und gegenphasig und erzeugen somit ein Drehmoment. Ordinate: Willkürliche Einheiten

Die hydrodynamische Anpassung des hier analysierten Schwimmtyps der Chironomidenlarven ist also etwa 20mal schlechter als beim Rudertyp des Schwimmkäfers. Das dem Auge recht schnell erscheinende Schnicksschwimmen ist also in Wirklichkeit für die dabei eingesetzte Kraft äußerst langsam, da 96,8% vergeudet werden, bevor sich die Larve überhaupt in Schwimmrichtung in Bewegung setzen kann. Für die Überwindung des bei konstanter Schwimmgeschwindigkeit c auftretenden Wasserwiderstands W stehen dann nur noch 3,2% der Schwimmkraft K zur Verfügung, so daß dabei für die Gleichgewichtsbedingung $W = V = n \cdot c^2 = 0{,}032 \cdot K$ nur die sehr geringe Schwimmgeschwindigkeit $c = \sqrt{0{,}032 \cdot K \cdot n^{-1}}$ resultieren kann. Das Schnicksen der Chironomiden stellt also einen ausgesprochenen „Luxus-Schwimmtypus" dar, bei dem

der Effekt (v) in sehr ungünstigem Verhältnis zum Aufwand (K) steht. Demzufolge sollte man es trotz seiner hydromechanischen Sonderstellung nicht als einen ausgebildeten, den anderen Schwimmformen (Rudern, Schlängeln, Flossenschlag) gleichzustellenden Bewegungstyp bezeichnen, sondern eher als eine Modifikation der normalen pendelnden Atembewegung (stärkere und wesentlich schnellere abwechselnde Kontraktionen der seitlichen Längsmuskeln), die der sonst sessilen Larve eine gelegentliche Ortsbewegung im freien Wasser erlaubt.

Zusammenfassung

1. Das Schwimmen der Ceratopogoniden- und Chironomidenlarven wurde mit hochfrequenzkinematographischen und graphischen Methoden analysiert.

2. Der Schlängeltyp der Ceratopogoniden erklärt sich aus den unterschiedlichen mechanischen Eigenschaften der einzelnen Körperabschnitte. Er ist von dem des Aals (Gray 1933a, b) in definierter Weise verschieden und von geringerem Wirkungsgrad.

3. Das Schnicksschwimmen der Chironomiden wird als ein neuer Typ eines Vortriebsmechanismus beschrieben. Sein Wirkungsgrad ist mit $\eta = 0{,}03$ sehr klein.

4. Die ruderorganlosen Körper der beiden Larven sind zur Vortriebserzeugung gleich wenig geeignet; der Schwimmtyp der Ceratopogoniden (vagile Räuber) ist jedoch — obgleich selbst nicht optimal — wesentlich günstiger als der der Chironomiden (meist sessile Detritusfresser).

Literatur

Breder, C. M.: Locomotion in fishes. Zoologica (N.Y.) **4**, 159 (1926).

Gray, J.: The movement of the fish with special reference to the eel. J. exp. Biol. **10**, 88 (1933a).

— The relations between waves of muscular contractions and propulsive mechanism of the eel. J. exp. Biol. **10**, 386 (1933b).

— The propulsive mechanism of the whiting. J. exp. Biol. **10**, 391 (1933c).

Gray, J., and G. J. Hancock: The propulsion of sea-urchin spermatozoa. J. exp. Biol. **32**, 802—814 (1955).

Kramer, E.: Zur Form und Funktion des Lokomotionsapparates der Fische. Z. wiss. Zool. **163**, 1 (1960).

Nachtigall, W.: Über Kinematik, Dynamik und Energetik des Schwimmens einheimischer Dytisciden. Z. vergl. Physiol. **43**, 48 (1960).

Dr. Werner Nachtigall, Strahlenbiologisches Institut der Universität, München, Bavariaring 19

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 44, 523—549 (1961)

Aus dem Institut für Fischereibiologie der Universität Hamburg
(Direktor: Prof. Dr. A. Bückmann)

DIE BEEINFLUSSUNG DER EMBRYONAL- UND LARVALENTWICKLUNG DER REGENBOGENFORELLE (*SALMO IRIDEUS* GIBB.) DURCH DIE UMWELTFAKTOREN O_2-PARTIALDRUCK UND TEMPERATUR*

Von

Kurt Hamdorf

Mit 6 Textabbildungen

(Eingegangen am 13. März 1961)

Inhaltsverzeichnis

Seite

A. Der Einfluß des O_2-Partialdrucks auf die Embryonal- und Larvalentwicklung der Regenbogenforelle 523
I. Einleitung 523
II. Methode und Material 525
III. Versuchsergebnisse 526
1. Der Einfluß erniedrigter O_2-Spannungen auf die Schlupfrate, den Schlupftermin und die Schlupfgröße S. 526. — 2. Der Einfluß erniedrigter O_2-Spannungen auf die Wachstumsgeschwindigkeit der Larven S. 530. — 3. Der Einfluß erniedrigter O_2-Spannungen auf den Sauerstoffverbrauch der Embryonen und Larven S. 535.

B. Der Einfluß der oberen Grenztemperaturen auf die Embryonalentwicklung der Regenbogenforelle 541
I. Problemstellung 541
II. Versuchsergebnisse 542
1. Die Abhängigkeit der mittleren Sterbezeit von der Temperatur bei acht verschiedenen Embryonalstadien S. 542. — 2. Der Anstieg der mittleren Grenztemperatur während der Embryonalentwicklung S. 545. 3. Temperaturabhängigkeit der Schlupfgröße im Bereich der Grenztemperaturen S. 545.

Zusammenfassung der Versuchsergebnisse 546
Literatur 548

A. Der Einfluß des O_2-Partialdrucks auf die Embryonal- und Larvalentwicklung der Regenbogenforelle

I. Einleitung

Während der Embryonalentwicklung der Salmoniden nimmt mit wachsender Keimlingsgröße, also mit steigendem Sauerstoffverbrauch der Embryonen, der O_2-Druck-Bedarf von wenigen Millimetern Hg auf etwa 140 mm Hg zu. Lindroth (1942) ermittelte z. B. beim Lachs (*S. salar*)

* Die Untersuchungen wurden von der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt.

einen langsamen Anstieg des O_2-Druck-Bedarfs von etwa 10% Sauerstoffsättigung auf 87%. Dieser Anstieg des O_2-Druck-Bedarfs ist nach KROGH und HARVEY darauf zurückzuführen, daß die Eimembran (durch ihre Oberfläche, Dicke und spezifische Struktur) den Gasaustausch zwischen Embryo und Außenmedium behindert. Bei einem kugelförmigen, von einer Membran eingeschlossenen Organismus ergibt sich der kritische O_2-Partialdruck (O_2-Druck-Bedarf) aus einer einfachen Beziehung zwischen dem O_2-Verbrauch der Kugel, der Membranoberfläche und dem Diffusionskoeffizienten. Als Grenzbedingung für den kritischen O_2-Druck wird dabei angenommen, daß der O_2-Druck von der Oberfläche bis zum Mittelpunkt auf Null sinkt.

$$C = \frac{A \cdot r^2}{6D};$$

C = kritischer O_2-Druck, A = Sauerstoffverbrauch der Kugel, D = Diffusionskoeffizient.

Diese Gleichung läßt sich mit guter Näherung auf frühe Embryonalstadien anwenden. Nach dem Einsetzen der Blutzirkulation und des Brustflossenschlages wird der O_2-Transport wesentlich verbessert; für diese Stadien wird von den Autoren folgende Formel vorgeschlagen:

$$C = \frac{B \cdot r \cdot T}{3D};$$

B = Sauerstoffverbrauch des Embryos, T = Dicke der Membran.

ALDERDICE, WICKET und BRETT (1957) ermittelten nach der obigen Formel für *Oncorhynchus keta* einen fast linearen Anstieg des kritischen O_2-Drucks mit fortschreitender Embryonalentwicklung von 0,72 auf 7,10 mg O_2/l. Die genannten Autoren untersuchten weiterhin die Frage, welche Wirkungen die Erniedrigung der O_2-Spannung unterhalb des kritischen O_2-Drucks auf die Schlupfrate und den Schlupftermin der Lachskeime ausübt. Auf spätem Embryonalstadium führte ein siebentägiges Aussetzen in O_2-Unterdruck zur Verkürzung der Entwicklungszeit. Dieser Befund stimmt mit den Beobachtungen von BUZNIKOV (1957) über die Sekretion der Schlupffermente (Hyaluronidase) überein. Er fand, daß einerseits das Sinken der O_2-Spannung in der Perivitellinflüssigkeit die Sekretion und Aktivierung des Schlupffermentes verursacht und andererseits, daß die Senkung des O_2-Druckes vorzeitige Sekretion und Schlupf auslöst. (Neuro-humoraler Reflex). Bei frühembryonalen Stadien bewirkt dagegen eine Senkung des O_2-Drucks auf 0,30 mg O_2/l eine erhebliche Verzögerung des Schlupftermins um ungefähr 10 Tage, bei gleichzeitiger Herabsetzung der Überlebensrate Diese Verlängerung der Entwicklungszeit läßt mehrere Deutungen der Versuchsergebnisse zu:

1. Der Keim wird durch den O_2-Unterdruck irreversibel in seiner Zuwachsleistung geschädigt.

2. Der Keim wird nur zeitweilig durch den O_2-Unterdruck im Zuwachs gehemmt und wächst unter günstigen O_2-Bedingungen mit normaler Wachstumsgeschwindigkeit weiter.

3. Beide Möglichkeiten sind gegeben. Es muß sich dann nicht nur eine Abhängigkeit der Wachstumsgeschwindigkeit vom O_2-Druck, sondern auch von der Einwirkungsdauer und dem Einwirkungsbeginn nachweisen lassen.

Die vorliegenden Untersuchungen am Keim von *Salmo iridens* GIBB. sollen zur Klärung dieser Fragen beitragen.

II. Methode und Material

FRY und Schüler verwendeten für die Einstellung eines konstanten O_2-Drucks eine mit Glasperlen gefüllte Säule, in die am Boden Stickstoff eingeleitet wurde.

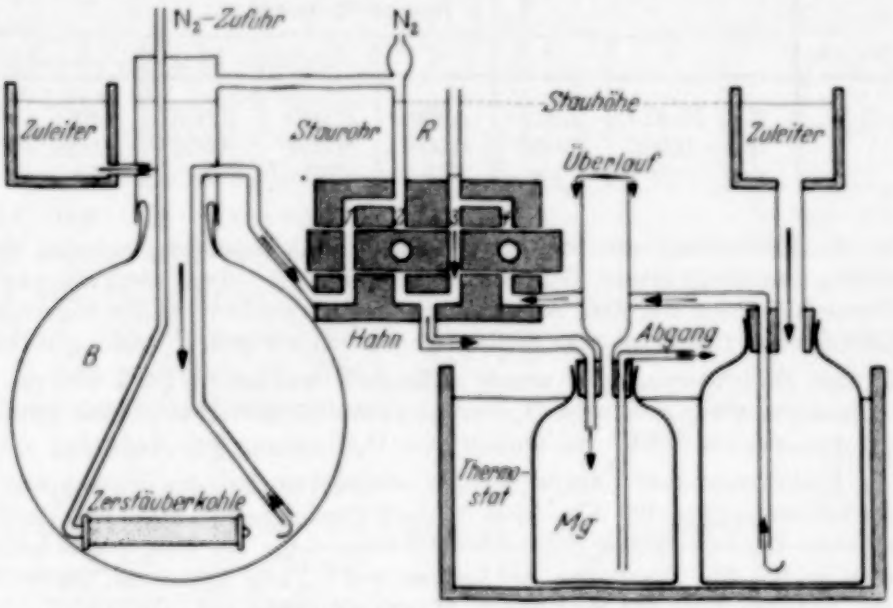

Abb. 1. Schematische Darstellung der Apparatur zur Einstellung verschiedener, konstanter O_2-Spannungen. Erklärung s. Text

Der Sauerstoff des von oben eingeleiteten Wassers wurde somit gegen den aufsteigenden Stickstoff ausgetauscht. Durch Wasserentnahme aus verschiedener Höhe ließen sich auf einfache Weise beliebige O_2-Partialdrucke einstellen. Es ist verständlich, daß bei dieser Methode eine ständige Kontrolle des N_2-Zustroms sowie der Wasserzufuhr und Entnahme erfolgen muß, um den gewünschten O_2-Druck einzuhalten. Es wurde daher ein Gerät entwickelt, welches weitgehend wartungsfrei, unabhängig von N_2-Zufuhr und Wasserentnahme arbeitet. Das Arbeitsprinzip der Apparatur ist in der Abb. 1 dargestellt. O_2-gesättigtes Wasser wird mit O_2-„freiem" Wasser in verschiedenen, gewünschten Verhältnissen gemischt.

Der Sauerstoff des Eingangswassers wird in dem 50 Liter fassenden Ballon (B) mit Hilfe von Stickstoff ausgetrieben. Bei einer Wasserentnahme von etwa 3 l/h läßt sich bei 1,5—2 atü auf der Zerstäuberkohle der O_2-Druck bis auf den O_2-Partialdruck der Stickstoffbombe senken. (Der O_2-Gehalt, der für einen Versuch verwendeten Stickstoffbomben muß gleich sein.)

Das O_2-„freie" Wasser wird dann dem mit einem E-Motor betriebenen Hahn (20 U/min) zugeführt und gelangt (bei der in der Abb. 1 gezeichneten Stellung) durch die Bohrung 1 in das Rohr (R) und füllt dieses bis zur Stauhöhe auf. Dreht sich der Hahn um 90° weiter, so fließt das aufgestaute Wasser über die Bohrung 2 in das Mischgefäß (MG) von 500 ml Inhalt ab. Auf die gleiche Art erfolgen der Zu- und Abfluß des O_2-gesättigten Wassers über die Bohrungen 3 und 4. Durch die Wahl verschiedener Staurohrstärken läßt sich somit jedes beliebige Mischungsverhältnis erzielen.

Der elektrisch betriebene Hahn wurde in Plexiglas mit 20 alternierenden Bohrungen ausgeführt, so daß gleichzeitig 5 verschiedene Drucke eingestellt werden konnten. Vorratsgefäß, Mischgefäße und Versuchscuvetten wurden im thermogesteuerten Wasserbad montiert. Die für die Erbrütungsversuche eingestellten O_2-Spannungen wurden in der Tabelle 1 zusammengefaßt.

Tabelle 1. *Der Sauerstoffgehalt der sieben eingestellten O_2-Stufen*

		Sauerstoff-Stufen						
		1	2	3	4	5	6	7
mg O_2/l	$\bar{x}$	10,314	5,916	4,738	3,040	2,056	1,628	0,536
	m	0,086	0,050	0,090	0,054	0,032	0,028	0,024
	n	20	19	15	20	20	19	17

Für die Erbrütungsversuche bei erniedrigter O_2-Spannung wurden drei Eimaterialien von dreijährigen Weibchen verwendet („trockene Befruchtung"). Bei dem Versuch wurden die Eier sofort nach der Befruchtung in die verschiedenen O_2-Stufen überführt und bis zum Schlupf in den erniedrigten Spannungen belassen.

Bei dem Hauptversuch (A) wurde außerdem eine zweite Serie (B) nach vorheriger Anzucht unter normalen O_2-Verhältnissen bis 150 E° und eine dritte Serie (C) nach Anzucht bis 265 E° den erniedrigten O_2-Spannungen ausgesetzt.

Tote Embryonen und Larven wurden ausgelesen und der Prozentsatz überlebender Keime festgestellt. Nach dem Schlupf wurde das Frischgewicht der Larven mit und ohne Dottersack mit Hilfe einer Torsionswaage auf 1 mg genau bestimmt; außerdem wurde die Totallänge der Larven auf $^1/_{10}$ mm gemessen. (Weitere ausführliche Angaben über die Methodik s. HAMDORF 1960.)

III. Versuchsergebnisse

1. Der Einfluß erniedrigter O_2-Spannungen auf die Schlupfrate, den Schlupftermin und die Schlupfgröße. Wie die Abb. 2b zeigt, bleibt der *Schlupferfolg* in einem weiten Bereich (von der O_2-Stufe 1 bis zur Stufe 4) vom herrschenden O_2-Druck unbeeinflußt. Bei beiden Versuchen, A und B, fällt die Schlupfrate erst ab Stufe 5 zunächst noch schwach, dann ab Stufe 6 stärker ab; bei Stufe 7 wird eine Weiterentwicklung bis zum Schlupf unmöglich. Der Schlupferfolg ist also in einem sehr weiten Bereich unabhängig vom O_2-Partialdruck; erst im Bereich unter 2 mg O_2/l wirkt sich die O_2-Spannung auf den Schlupferfolg aus.

Demgegenüber werden die *Entwicklungszeiten*, die die Keime bis zum Schlupf benötigen, wesentlich früher, schon von der Stufe 3 an, durch

den O_2-Druck beeinflußt (Abb. 2a). Während unter normalen O_2-Verhältnissen und bei Stufe 2 307 D° bis zum Schlupf erforderlich sind, steigt die Entwicklungszeit ab Stufe 3 exponentiell auf 377 D° an. Dabei ist es gleichgültig, ob die Keime schon zum Entwicklungsbeginn oder zu einem späteren Zeitpunkt (nach 150 E°, Versuch B) erniedrigten O_2-Drucken ausgesetzt wurden.

Schlupflänge und *Schlupfgewicht* (Abb. 2c) sind ebenfalls mit dem Sauerstoffdruck korreliert. Die Keimlingsgröße nimmt, wie die Kurven A und B zeigen, mit fallendem Druck von etwa 20 auf etwa 5 mg bzw. von etwa 15,5 auf etwa 11 mm erheblich ab. Wie aus dem übereinstimmenden Verlauf der beiden Kurven (A und B) hervorgeht, bewirkt die Anzucht der Keime bis zu 50% ihrer Entwicklung unter normalen O_2-Verhältnissen keine Vergrößerung des Schlupfgewichtes gegenüber den Dauerbehandelten; die Embryonen von Versuch B schlüpften außerdem nicht nur mit der gleichen Größe wie bei Versuch A, sondern auch zu dem gleichen Zeitpunkt. Der anfängliche Vorsprung in der Entwicklung, den die angezogenen Tiere (zum Zeitpunkt der Überführung) gegenüber den Dauerbehandelten hatten, wird also während der zweiten Hälfte der Embryonalentwicklung ausgeglichen.

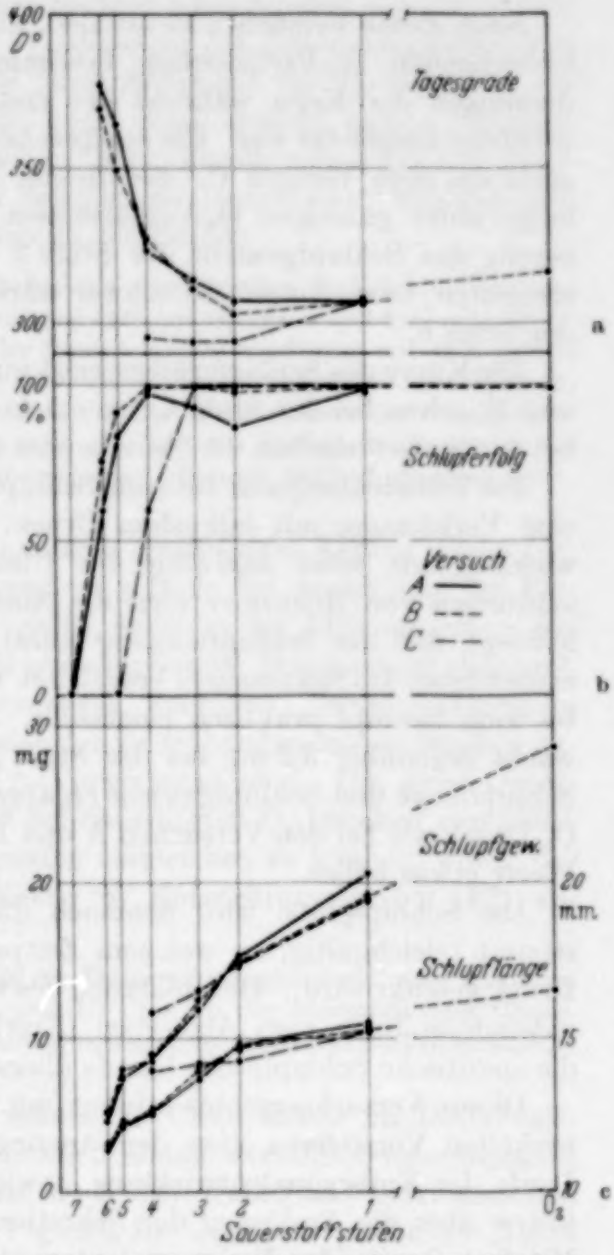

Abb. 2. a Die Entwicklungszeit bis zum Schlupf bei verschiedenen O_2-Spannungen. Ordinate: Entwicklungszeit in D°. b Schlupferfolg (Prozentsatz überlebender Keime bis zum Schlupf) in Abhängigkeit vom O_2-Druck. Ordinate: Prozentsatz überlebender Keime. c Schlupflänge (Tl) und Schlupfgewicht (mg) in Abhängigkeit vom O_2-Druck. Ordinate: Schlupflänge in mm, bzw. Schlupfgewicht in mg. Abszisse: Sauerstoffstufen 1—7 und O_2. (vgl. Tabelle 1). Versuch *A* = ausgezogen, Versuch *B* = klein gerissen, Versuch *C* = groß gerissen

Nach diesen Versuchen zu urteilen, wird die Schlupfgröße direkt vom herrschenden O_2-Partialdruck bestimmt, gleichgültig, welchen Bedingungen der Keim während der ersten Hälfte der Embryonalentwicklung ausgesetzt war. Ein entsprechender Zusammenhang ergab sich auch aus dem Versuch C. Bei diesem Versuch wurden die Keime so lange unter günstigen O_2-Verhältnissen angezogen, bis sie mit 11 mg bereits das Schlupfgewicht der Stufe 3 (bei den Versuchen A und B) erreichten, bzw. doppelt so schwer waren wie die geschlüpften Keime der Stufe 6.

Die Kurve des Schlupferfolges zeigt im Gegensatz zu den Versuchen A und B, schon bei der Stufe 4 eine starke Abnahme der Überlebensrate, bei der Stufe 5 starben die Tiere bereits quantitativ ab.

Die Entwicklungszeit bis zum Schlupf zeigt statt einer Verlängerung eine Verkürzung mit fallendem Druck. Diese Reduzierung der Entwicklungszeit weist daraufhin (in Übereinstimmung mit den Beobachtungen von BUZNIKOV über die Auslösung des Schlüpfens, s. Einleitung), daß der Schlupfvorgang sofort nach der Überführung in die erniedrigten O_2-Spannungen eingeleitet wird. Der Zuwachs wird dabei bis zum Schlupf praktisch eingestellt. Stufe 4 ergab nur 0,8 mg Zuwachs gegenüber 3,2 mg bei der Stufe 2 und 8,2 mg bei der Stufe 1. Schlupflänge und Schlupfgewicht ergaben die gleiche Abhängigkeit vom O_2-Druck wie bei den Versuchen A und B; nur bei der Stufe 4 lagen die Werte etwas höher.

Die Schlupfgröße wird demnach direkt vom O_2-Partialdruck bestimmt (gleichgültig, zu welchem Zeitpunkt der Entwicklung der O_2-Druck gesenkt wird). Herabsetzung des O_2-Drucks auf spätem Embryonalstadium führt zum Absterben (Erstickung) derjenigen Keime, die die spezifische Schlupfgröße bereits überschritten haben.

Dieses Versuchsergebnis stimmt mit der von KROGH-HARVEY entwickelten Vorstellung über den Anstieg des kritischen O_2-Drucks im Laufe der Embryonalentwicklung, sowie mit den Befunden von BUZNIKOV über die Auslösung der Sekretion der Schlupffermente überein. Mit fortschreitender Embryonalentwicklung steigt der kritische Druck proportional dem Sauerstoffverbrauch der Embryonen an und erreicht (unter normalen O_2-Bedingungen) kurz vor dem Schlüpfen annähernd den Druck des Erbrütungswassers. Nach BUZNIKOV wird zu diesem Zeitpunkt die Sekretion des Schlupffermentes ausgelöst. Bei der experimentellen Senkung des O_2-Drucks im Erbrütungswasser wird diese Grenzspannung, die zur Auslösung des Schlupfvorganges führt, schon bei geringerem O_2-Verbrauch, also bei geringerem Embryogewicht erreicht als unter normalen O_2-Verhältnissen. Nach der Gleichung von KROGH-HARVEY ist demnach eine kontinuierliche Abnahme der Schlupfgröße mit fallendem Druck zu fordern.

Die Entwicklungszeit bis zum Schlupf wird dagegen vom O_2-Druck nicht so starr festgelegt. Eine Verlängerung der Entwicklungszeit tritt nur dann ein, wenn die Keime (zum Zeitpunkt der O_2-Senkung) die „druckspezifische" Schlupfgröße noch nicht erreicht haben. Werden die Embryonen mit der „spezifischen" Schlupfgröße eingesetzt, so schlüpfen sie nach kurzer Zeit. Wird dagegen die „spezifische" Schlupfgröße überschritten, ersticken die Keime in der Eihülle.

Beim Versuch C starben die Embryonen erst bei der Stufe 5 statt bei der Stufe 4, wie es bei einer strengen Beziehung zwischen O_2-Druck und Schlupfgröße zu fordern wäre, vollständig ab. Bei der Stufe 4 lag die Sterberate mit 42% jedoch schon sehr hoch. Diese Abweichung läßt sich möglicherweise darauf zurückführen, daß während der kurzen Zeit bis zum Schlupf durch Anaerobiose zusätzliche Energie gewonnen wird und somit noch ein Teil der Embryonen (obgleich die „spezifische" Schlupfgröße etwas überschritten ist) zum Schlupf gelangen kann. Vergleiche Kapitel A, III, 3.

Die bei erniedrigten O_2-Spannungen geschlüpften Larven zeigen Unterschiede im Differenzierungsgrad, so z. B. in der Ausbildung der Pigmente, in der Augenform und -größe, sowie in der Differenzierung des embryonalen Flossensaums. Bei erniedrigtem O_2-Druck erfolgt demnach das Schlüpfen auf frühembryonalem Stadium. Diese Auswirkung niedriger O_2-Spannungen läßt sich bis zu frühembryonalen Stadien zurückverfolgen, wie die Tabelle 2 (Vorversuch) zeigt. Um diese Unterschiede im Differenzierungsgrad bei erniedrigten O_2-Drucken gegenüber der Normalentwicklung zahlenmäßig vergleichen zu können, wurde der Differenzierungszustand der Keime in Entwicklungsgraden (E^0) angegeben.

Als Entwicklungsgrad (E^0) wurde der Differenzierungszustand unter normalen Zuchtbedingungen (157 mm Hg O_2 und 10° C) nach der entsprechenden Tagesgradzahl (D^0) definiert. Unter Normalbedingung entspricht somit die Entwicklungsgradzahl E^0 der Tagesgradzahl D^0.

Schon nach 140 D^0 treten erhebliche Unterschiede im Differenzierungsgrad auf. Unterhalb der Stufe 3 nimmt der Differenzierungsgrad von 140 E^0 kontinuierlich bis auf 60 E^0 bei Stufe 7 ab. Setzt man den Differenzierungsgrad bei Stufe 1 gleich 100%, so entspricht der Abfall auf 120, 100, 80, 60 E^0 bei den Stufen 4—7, 86, 71, 57, 43% der Normalentwicklung. Bei den späteren Kontrollen nach 240 und 320 D^0 wurden sehr ähnliche Relativzahlen für die entsprechenden Drucke ermittelt. Demnach ist die hemmende Wirkung niedriger O_2-Drucke auf frühembryonalem Stadium schon genau so stark wie auf späteren Embryonalstadien.

Bei sehr niedrigen Drucken verläuft die Differenzierung der Organe jedoch nicht mehr in der gleichen Reihenfolge wie unter normalen Sauerstoffbedingungen. So setzt z. B. der Herzschlag bei der Stufe 6 sehr frühzeitig ein; bei höheren Drucken sind zu diesem Zeitpunkt die Gehirn-

Tabelle 2. *Die Abhängigkeit des Entwicklungsgrades (E^0) vom O_2-Partialdruck (Vorversuch)*

Als E^0 wird der Entwicklungszustand nach der entsprechenden Tagesgradzahl (D^0) unter Normalbedingung (bei 157 mm Hg O_2 und 10° C definiert.

HS = Herzschlag, AP = Augenpigment (Bewertung der Pigmentierung von — bis +++), AB_x = Augenblasen noch nicht ausdifferenziert.

Kontrolle		Sauerstoff-Stufen						
		1	2	3	4	5	6	7
140 D^0		140 E^0 HS	140 E^0 HS	140 E^0 HS	120 E^0 —	100 E^0 —	80 E^0 —	60 E^0 —
	E^0 in %	100%	100%	100%	86%	71%	57%	43%
160 D^0		HS	HS	HS	HS	HS	—	—
240 D^0		240 E^0 AP++ HS	240 E^0 AP++ HS	240 E^0 AP++ HS	200 E^0 AP+ HS	160 E^0 AP– HS	120 E^0 AB_x HS	
	E^0 in %	100%	100%	100%	83%	67%	50%	
320 D^0		320 E^0 AP+++	320 E^0 AP+++	300 E^0 AP+++	270 E^0 AP++	220 E^0 AP++	180 E^0 AP+	
	E^0 in %	100%	100%	94%	84%	69%	56%	
Tage bis zum Schlupfen		32	32	32	34	37	—	—
Schlupfrate		86%	69%	82%	93%	29%	0%	0%

blasen und Augenbecher bereits ausdifferenziert, bei niederen Drucken dagegen noch unvollständig gegliedert.

Ob sich diese Verzögerung in der Kopfdifferenzierung, entsprechend den Beobachtungen an Molchen (MANGOLD, THIEDEMANN) bei adulten Tieren noch nachweisen läßt, kann nicht entschieden werden, da keine Proportionsmessungen der Kopfregion durchgeführt wurden. Auffällige Unterschiede können jedoch nicht bestehen, denn Tiere, die einen großen Teil ihrer Embryonal- und Larvalentwicklung unter erniedrigten O_2-Drucken durchliefen und dann in normale O_2-Verhältnisse überführt wurden, erreichten nach Einschmelzung des Dottersacks die gleiche Endgröße wie die Kontrolltiere und glichen diesen. Demgegenüber ließen sich bei *Oncorhynchus keta* stärkere Defekte in der Schwanzregion, die durch Erniedrigung der O_2-Spannung unter 0,5 mg O_2/l auf frühembryonalem Stadium verursacht wurden, bei adulten Tieren nachweisen (ALDERDICE, WICKET, BRETT).

2. Der Einfluß erniedrigter O_2-Spannungen auf die Wachstumsgeschwindigkeit der Larven. Wie aus der Tabelle 4 und der Abb. 3 hervorgeht, richtet sich die Zuwachsgeschwindigkeit von Gewicht und Totallänge der Larven ebenfalls streng nach dem herrschenden O_2-Druck. Bis zur Stufe 3 bleibt der Anstieg der Kurven ungefähr gleich, ab Stufe 4 nimmt das Steigungsmaß mit fallendem Druck ab. Während die Larven bei Stufe 4 noch fähig sind, den Dottersack einzuschmelzen, sterben die

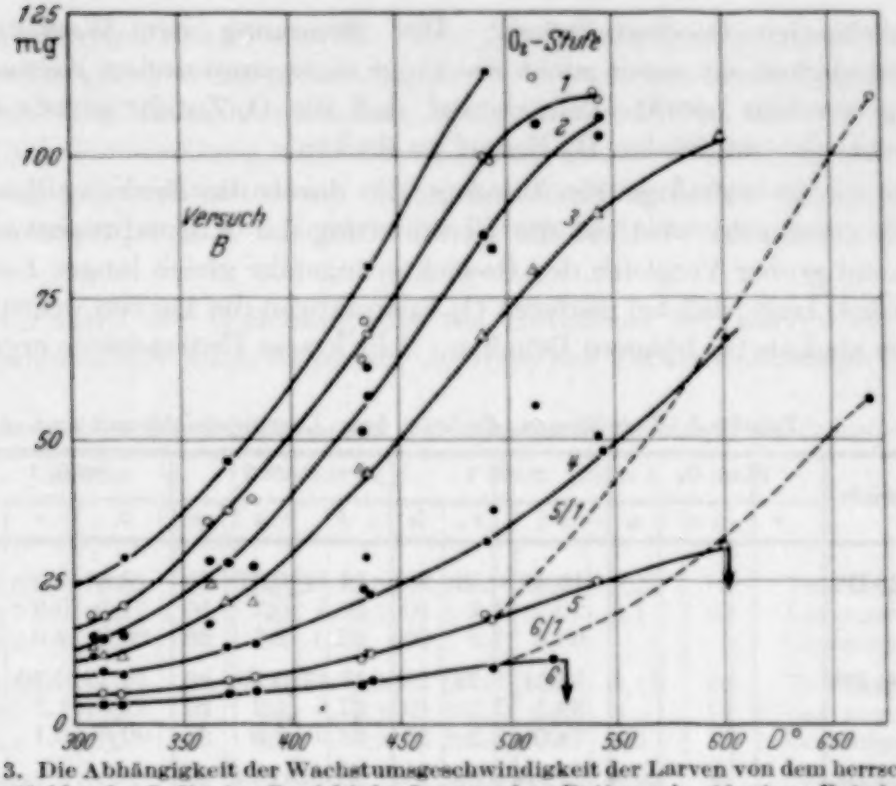

Abb. 3. Die Abhängigkeit der Wachstumsgeschwindigkeit der Larven von dem herrschenden O_2-Partialdruck. Ordinate: Gewicht der Larven ohne Dottersack. Abszisse: Entwicklungszeit in D°. Versuch B = ausgezogene Kurven, Versuch A und C = Meßwerte zum Vergleich eingetragen

Larven bei den Stufen 5 und 6 vorzeitig nach Erreichung einer spezifischen Endgröße ab (s. Pfeil bei den Stufen 5 und 6, Abb. 3). Die Endgröße lag bei Stufe 5 bei 30,7 mg und bei Stufe 6 bei 14,6 mg (Versuch B). Diese Erscheinungen, Einstellung des Wachstums und das Absterben der Larven bei einer bestimmten Größe, deuten darauf hin, daß zu diesem Zeitpunkt die O_2-Zufuhr gerade noch ausreicht, den minimalen O_2-Gehalt der Keime zu decken. Durch folgenden Versuch läßt sich diese Annahme bestätigen: überführt man die Larven der Stufen 5 und 6 kurz vor dem Absterben wieder in normale O_2-Verhältnisse, so setzt erneutes Wachstum ein und zwar, wie aus dem Anstieg der gestrichelten Kurven hervorgeht (Tabelle 3), mit der dem Normaldruck

Tabelle 3. *Wiederaufnahme der Wachstumsgeschwindigkeit nach Überführung von niedrigem O_2-Druck in normalen O_2-Druck. Versuch B, Stufe 5 und Stufe 6*

Tagesgrade		Stufe 5/1			Stufe 6/1		
		$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n
490 D°	mm	16,16	0,28	20	13,25	0,59	7
	mg	18,1	1,8	10			
	mg	62,8	3,3	10			
545 D°	mm	18,50	0,16	7	15,30	0,82	10
600 D°	mm	22,04	0,19	8	17,80	1,48	6
660 D°	mm	24,94	0,14	8	21,94	0,78	5
	mg	110,1	2,6	8	57,0	5,9	5
	mg	110,1	2,6	8	84,0	5,5	5

entsprechenden Geschwindigkeit. Die Hemmung der Wachstumsgeschwindigkeit ist somit nicht die Folge einer summierten Keimschädigung, sondern beruht allein darauf, daß die O_2-Zufuhr gerade noch ausreicht, den minimalen O_2-Bedarf zu decken.

Die zweite auffällige Erscheinung, die durch die Senkung des O_2-Drucks verursacht wird, ist die Veränderung der Körperproportionen. Schon ein grober Vergleich der Gewichte ungefähr gleich langer Larven (Tabelle 4) zeigt, daß bei niederen O_2-Spannungen die Larven wesentlich leichter sind als bei höheren Drucken. Sehr krasse Unterschiede ergeben

Tabelle 4. *Totallängen, Embryo- bzw. Larvengewichte mit und ohne*

	Tagesgrade	Stufe O_4			Stufe 1			Stufe 2			Stufe 3		
		l	*s*	*n*	*l*	*s*	*n*	*l*	*s*	*n*	*l*	*s*	*n*
Versuch A	323 D°				15,48	0,39	20	14,81	0,31	20	13,81	0,30	20
					20,7	1,1	10	15,3	0,7	10	11,7	0,3	10
					63,8	2,2	20	62,0	2,7	20	60,6	2,6	20
	384 D°				18,51	0,28	20	17,43	0,20	20	16,13	0,30	20
					39,5	3,2	10	27,5	1,2	10	21,0	1,3	10
					74,0	3,2	20	68,9	2,6	20	69,6	3,1	20
	434 D°				21,80	0,61	20	20,48	0,53	20			
					63,9	6,0	10	51,5	4,2	10			
					90,0	6,4	20	86,2	4,5	20			
	493 D°				24,22	0,42	20	23,42	0,33	20			
					98,7	4,0	10	83,4	3,1	10			
					107,6	4,4	15	98,8	4,7	10			
	542 D°				25,74	0,32	20	25,42	0,32	20			
					110,7	5,6	20	103,4	3,5	10			
					110,7	5,6	20	109,0	4,1	15			
			a										
Versuch B	314 D°	16,57	0,22	20	15,34	0,24	20	14,77	0,12	20	13,98	0,22	20
	a325 D°	28,8	1,0	10	19,2	0,5	10	14,9	0,7	10	12,4	0,7	10
		67,6	3,0	15	64,9	2,9	20	62,5	3,2	20	61,6	2,1	20
	371 D°	19,41	0,43	15	18,34	0,37	20	17,37	0,32	20	16,13	0,33	20
		46,0	1,7	10	37,8	1,8	10	28,2	1,0	10	21,1	1,4	10
		80,5	3,6	15	74,9	3,1	15	69,8	2,6	15	65,0	1,6	15
	437 D°	22,85	0,30	11	22,51	0,50	20	21,08	0,39	20	19,83	0,54	20
		80,3	2,4	10	68,5	3,4	10	56,7	3,2	10	44,3	3,4	10
		98,1	3,3	10	93,2	2,9	15	85,0	2,9	15	76,7	2,6	15
	490 D°	25,50	0,41	10	24,67	0,40	23	23,51	0,32	20	22,02	0,44	20
		114,5	5,6	10	99,5	4,7	10	85,6	3,5	10	67,5	2,9	10
		114,5	5,6	10	109,7	5,8	15	101,8	6,1	15	89,7	4,5	15
	545 D°				25,94	0,48	15	25,17	0,33	15	24,10	0,39	20
	a528 D°				109,8	4,6	15	106,7	6,7	15	89,1	5,3	15
					109,8	4,6	15	106,7	6,7	15	101,5	4,6	15
	600 D°										24,98	0,53	20
											103,0	5,4	15
											103,0	5,4	15

sich im Bereich von 15 mm Tl. Unter Normaldruck aufgezogene Larven waren bei gleicher Länge fast doppelt so schwer wie die der O_2-Stufe 6. Längen- und Gewichtswachstum sind somit während der ersten Zeit der Larvalentwicklung nicht streng gekoppelt; niedrige O_2-Spannungen setzen die Gewichtszunahme stärker herab als das Längenwachstum.

Zwischen Länge und Gewicht der Larven besteht folgende Beziehung:

$$G = k \cdot l^3.$$

Der k-Faktor der Gleichung gibt die Korpulenz der Larven an. Der Korpulenzfaktor kann daher zur Analyse des Dickenwachstums heran-

Dottersack nach verschieden langer Einwirkungszeit erniedrigter O_2-Spannungen

Stufe 4			Stufe 5			Stufe 6			
$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n	
12,63	0,32	20	10,12	0,32	10	9,09	0,24	10	Totallänge
8,7	0,3	10	5,2	0,3	10	3,1	0,1	10	Larvengewicht
59,2	2,3	20							Gesamtgewicht
14,66	0,30	20	12,32	0,32	20	11,49	0,13	10	Totallänge
12,7	0,5	10	8,0	0,3	10	5,4	0,5	10	Larvengewicht
61,4	2,0	20	60,1	1,9	20	59,3	4,1	10	Gesamtgewicht
17,00	0,34	20	13,24	0,73	20	11,73	0,61	20	Totallänge
23,5	2,1	10	11,3	1,2	10	6,6	0,8	10	Larvengewicht
66,7	2,5	20	61,5	3,4	15	60,0	2,4	14	Gesamtgewicht
18,81	0,39	20	15,91	0,69	20	12,93	0,65	15	Totallänge
37,9	2,3	10	19,7	2,7	10	9,5	0,9	10	Larvengewicht
74,9	2,5	10	66,4	2,8	10	60,7	2,4	10	Gesamtgewicht
21,74	0,31	20	17,29	0,63	13				Totallänge
50,9	3,2	10	24,3	2,5	10				Larvengewicht
83,2	3,2	15	68,5	3,3	13				Gesamtgewicht
12,70	0,19	20	10,52	0,41	10	9,59	0,16	10	Totallänge
8,8	0,5	10	5,2	0,5	10	3,5	0,3	10	Larvengewicht
59,5	2,0	15							Gesamtgewicht
14,54	0,18	20	12,34	0,43	20	11,45	0,41	20	Totallänge
12,8	0,8	10	7,5	0,8	10	5,1	0,4	10	Larvengewicht
61,4	2,7	15	59,8	2,7	15	59,7	1,7	15	Gesamtgewicht
17,12	0,49	20	14,75	0,42	20	12,77	0,43	20	Totallänge
22,6	1,6	10	12,0	0,7	10	7,0	0,5	10	Larvengewicht
66,1	2,7	15	61,4	3,1	15	59,6	2,5	15	Gesamtgewicht
18,46	0,40	20	16,16	0,28	20	13,25	0,59	20	Totallänge
32,0	4,4	10	18,1	1,8	10				Larvengewicht
70,4	4,5	10	62,8	3,3	10				Gesamtgewicht
							a		
21,29	0,46	15	18,03	0,58	15	14,64	0,59	7	Totallänge
						11,1	1,3	7	Larvengewicht
						59,5	3,3	7	Gesamtgewicht
22,62	0,28	15	19,17	0,77	12				Totallänge
68,1	5,0	15	30,7	2,6	12				Larvengewicht
90,6	4,5	15	71,6	2,5	12				Gesamtgewicht

Tabelle 4

	Tagesgrade	Stufe O_6			Stufe 1			Stufe 2			Stufe 3		
		$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n
							a						
Versuch C	297 D°				15,32	0,25	20	14,25	0,30	20	14,19	0,28	20
	a 308 D°				19,2	0,5	10	14,9	0,7	10	13,0	0,8	10
	363 D°				18,35	0,44	20	17,70	0,57	20	17,37	0,37	20
					35,7	3,4	15	28,5	3,2	15	24,0	1,8	15
					74,6	3,9	15	68,1	2,5	15	65,5	3,2	15
	435 D°				22,81	0,47	20	22,09	0,62	20	20,05	0,51	20
					70,5	4,4	15	63,5	5,2	15	43,7	3,4	15
					95,2	3,3	15	90,1	7,2	15	76,4	3,6	15
	513 D°				26,01	0,89	20	25,31	0,43	15	24,27	0,43	15
					113,4	5,1	20	105,0	4,0	15	79,6	4,0	15
					113,4	5,1	20	110,9	4,0	15	101,0	3,4	15

	Versuchsbeginn E°	Einsatzlänge			Embryogewicht		
		$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n
Versuch A	0	0,0			0,0		
Versuch B	150	3,70	0,11	5	1,0		
Versuch C	265	12,87	0,40	15	11,02	1,45	15

Totallänge in Millimeter, Gewichte in Milligramm.

gezogen werden. In der Abb. 4 wurde der k-Faktor zur Länge der Larven für die verschiedenen O_2-Spannungen aufgetragen. Der Vergleich der Kurven im Bereich von 15 mm Tl zeigt, daß die Korpulenz mit fallendem Druck während der frühen Larvalentwicklung erheblich abnimmt; bei erhöhtem Druck schlüpfen die Larven bereits mit einem k-Wert, der schon ungefähr dem Endwert entspricht. Bei den Stufen 1—4 wird dieser k-Wert erst am Ende der Larvalentwicklung bei einer Länge von 25 mm Tl durch mehr oder weniger steilen Anstieg der Kurven erreicht.

Bei sehr niedrigen O_2-Spannungen nimmt die Korpulenz zunächst bis zur Totallänge von 15 mm ab. Bei der Stufe 4 setzt dann verstärktes Dickenwachstum ein, während die Larven der Stufen 5 und 6 nach kurzem, schwachem Anstieg absterben.

Diese Proportionsveränderungen unter dem Einfluß niedriger O_2-Spannungen können als sinnvolle Anpassung der Wachstumsvorgänge an die ungünstigen Lebensbedingungen aufgefaßt werden. Da der Gasaustausch während der frühen Larvenstadien vorwiegend über die Körper- bzw. Dottersackoberfläche erfolgt, werden offensichtlich die Wachstumsvorgänge, die das Verhältnis von Oberfläche zu Gewicht kaum beeinflussen, weniger eingeschränkt als die, die zur Verringerung dieses Verhältnisses führen. Längenzunahme verändert das Verhältnis kaum; Dickenzunahme verursacht dagegen erhebliche Abnahme. Die

(Fortsetzung)

Stufe 4			Stufe 5			Stufe 6			
$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n	
13,96	0,21	20							Totallänge
11,8	1,1	10							Larvengewicht
									Gesamtgewicht
15,95	0,43	20							Totallänge
17,9	1,5	15							Larvengewicht
64,2	3,5	15							Gesamtgewicht
18,29	0,58	20							Totallänge
29,1	2,8	10							Larvengewicht
68,5	3,0	15							Gesamtgewicht
21,86	0,40	13							Totallänge
56,2	4,7	10							Larvengewicht
86,2	4,1	10							Gesamtgewicht

Herabsetzung der Gewichtszunahme auf die Hälfte (z. B. Stufe 6 gegenüber Stufe 1 bei 15 mm Tl) erscheint daher sehr zweckmäßig; sie bedeutet eine Verbesserung des Verhältnisses von respiratorisch aktiver Oberfläche zu Körpergewicht um etwa 40%.

Mit fortschreitender Larvalentwicklung wird dann die Oberflächenatmung durch die wirksamere Kiemenatmung ersetzt. Das Verhältnis von Oberfläche zu Gewicht verliert damit an Bedeutung für die Atmung, und erneute Zunahme des Dickenwachstums ist ermöglicht.

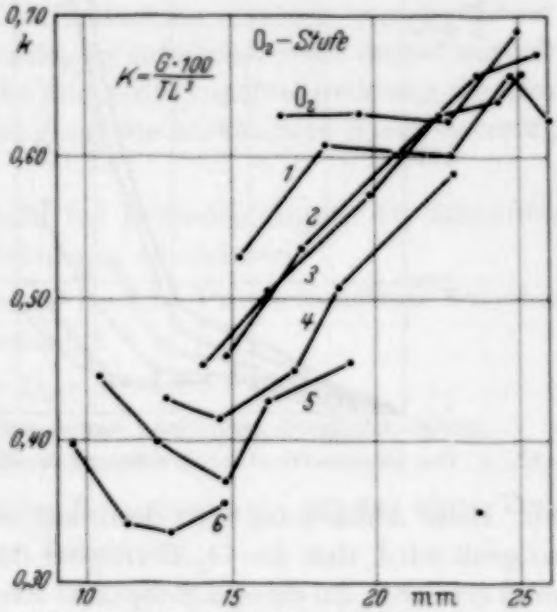

Abb. 4. Die Zunahme der Korpulenz im Laufe der Larvalentwicklung bei verschiedenen O_2-Spannungen. Versuch B. Ordinate: k-Faktor. Abszisse: Totallänge in mm

3. Der Einfluß erniedrigter O_2-Spannungen auf den Sauerstoffverbrauch der Embryonen und Larven. Wie die Anpassung der Keime an die Umweltverhältnisse erfolgt, läßt sich aus den Kurven für den Sauerstoffverbrauch bei verschiedenem O_2-Druck rückschließen (Abb. 5).

Alle Kurven zeigen zunächst mehr oder weniger steilen Anstieg, dann Abflachung bis zum Schlupf, anschließend erneuten Anstieg. Die Abflachung der Atmungskurven vor dem Schlupf setzt bei geringem O_2-Gehalt jedoch früher ein als bei den höheren Drucken. Werden die

Keime bis zu 50% ihrer Entwicklung unter normalen Sauerstoffbedingungen angezogen (Abb. 5, B) und dann in die erniedrigten Drucke überführt, so bleibt die Atmung (bei den Stufen 4 bis 6) während der zweiten Hälfte der Embryonalentwicklung praktisch konstant; nur die O_2-Stufen 1—3 zeigen noch Zunahme der Atmung. Im letzten Drittel der Entwicklung flachen dann auch bei diesen Drucken die Atmungskurven

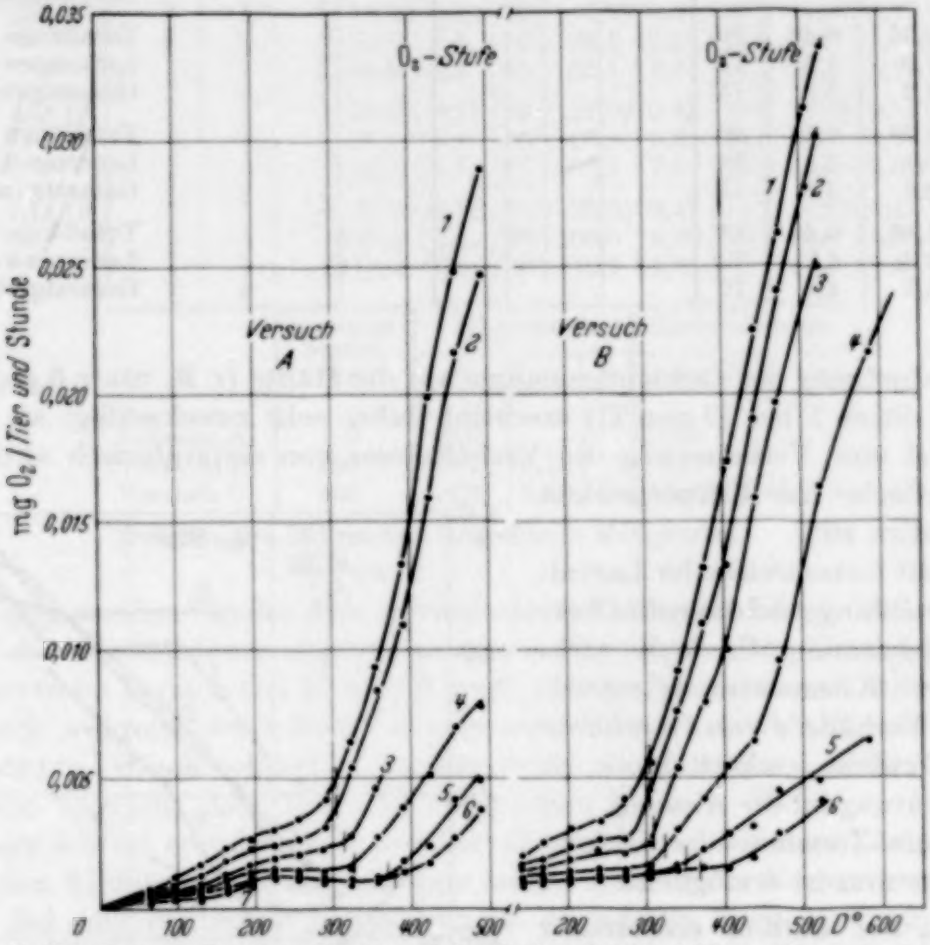

Abb. 5. Der Sauerstoffverbrauch während der Embryonalentwicklung. Versuche A und B

ab. Diese Abflachung tritt dann auf, wenn der O_2-Verbrauch der Keime so groß wird, daß der O_2-Transport durch die Eimembran sein Höchstmaß erreicht. Zu diesem Zeitpunkt reicht also die O_2-Zufuhr (Diffusionsgeschwindigkeit) gerade noch aus, den O_2-Bedarf der Keime (wie unter normalen O_2-Bedingungen) zu decken. Obgleich keine Zunahme der Atmung mehr erfolgt, nimmt das Gewicht der Keime noch erheblich zu. Bei gleichbleibendem O_2-Verbrauch zeigten die Keime der Stufen 4—6 (Versuch B) noch eine Gewichtszunahme von etwa 1 auf 8,8, 7,5, 5,1 mg. Daß der Keim bei gleichbleibendem O_2-Verbrauch dennoch weiterwächst, kann also nur darauf beruhen, daß der Stoffwechsel/Körpergewicht und die Zuwachsrate mit wachsender Keimlingsgröße immer stärker gesenkt

wird, bis der verfügbare Sauerstoff gerade noch ausreicht, den Grundstoffwechsel zu decken. Hat der Keim zu diesem Zeitpunkt ein schlupffähiges Embryonalstadium erreicht, weicht er den ungünstigen Bedingungen durch vorzeitiges Schlüpfen auf frühembryonalem Stadium aus. Allgemein läßt sich für alle Drucke daraus schließen, daß das Schlüpfen zu dem Zeitpunkt erfolgt, wenn kein Zuwachs mehr für den Keim möglich ist. Stimmt diese Vorstellung, so muß sich umgekehrt auch die Schlupfgröße durch Erhöhung des O_2-Drucks weit über das normale Maß hinaus steigern lassen. Eine Verdoppelung des normalen O_2-Gehaltes auf etwa 21 mg O_2/l bewirkte im Versuch eine Heraufsetzung der Schlupfgröße auf 28 mg, was einer Steigerung der Schlupfgröße um etwa 40% entspricht. Im Differenzierungsgrad glichen sie dabei einem späteren Larvenstadium der „Normaltiere".

Da nach dem Schlupfakt die Atmung nicht mehr durch die Eimembran eingeschränkt wird, setzt bei allen Drucken erneuter Zuwachs in der Atmung ein. Die Geschwindigkeit des Atmungszuwachses richtet sich jedoch auch während der Larvalzeit streng nach dem herrschenden Druck. Bei den Stufen 4—6 ist der Anstieg erheblich flacher als bei den Stufen 1—3. Während die Stufen 5 und 6 konstanten flachen Anstieg zeigen, nimmt der Anstieg bei der Stufe 4 im Bereich von 450 D^0 erheblich zu. Dieser Wechsel im Anstieg ist möglicherweise darauf zurückzuführen, daß zu diesem Zeitpunkt der Embryonalentwicklung die Umstellung von der Oberflächenatmung auf die wirksamere Kiemenatmung erfolgt.

Der Energieverbrauch der Keime bei Erniedrigung der O_2-Spannung läßt sich an Hand folgender Beziehungen abschätzen:

Unter normalen O_2-Verhältnissen besteht Proportionalität zwischen Dotterverbrauch und Gewichtszunahme

$$D = D_0 - b \cdot G.$$

D = Dottergewicht, D_0 = Dottergewicht zu Beginn der Entwicklung, G = Larvengewicht.

Für das vorliegende Material des Hauptversuchs gilt bei einer Temperatur von 10° C folgende lineare Beziehung:

$$D = 55{,}10 - 0{,}475 \cdot G.$$

(Berechnet nach den Werten des Hauptversuchs A, B und C; Stufen 1 und 2. Es ergab sich ein Korrelationskoeffizient von 0,994.)

Bei einem schweren Eimaterial von 84 mg Frischgewicht (mit Eimembran) wurde eine ähnliche Steigung von 0,461 ermittelt ($r = 0{,}998$):

$$D = 76{,}10 - 0{,}461 \cdot G.$$

Nach den Werten von Smith (1952) ließ sich für die Trockengewichte eine gleichartige Funktion aufstellen ($r = 0{,}996$):

$$D = 3{,}0699 - 1{,}5250 \cdot G.$$

(Berechnet unter Berücksichtigung aller Werte bis zum Einsetzen des Hungertodes am 60. Tag der Entwicklung bei 10° C.)

Die Proportionalität zwischen Dotterverbrauch und Gewichtszunahme zeigt also, daß für den Aufbau einer Gewichtseinheit Körpersubstanz, unabhängig von der Größe der Larve und der relativen Zuwachsgeschwindigkeit, stets die gleiche Dottermenge verbraucht wird, und zwar 0,475 mg Dotter für den Aufbau von 1 mg Körpersubstanz.

Die Dotterbestandteile, Fettsäuren, Protein und Kohlenhydrate werden jedoch nicht von allen Embryonalstadien und Larvalstadien gleichmäßig resorbiert und verbrannt (SMITH 1947 und 1952). Demnach ist auch der Energiegehalt der resorbierten Dottermenge nicht zu allen Zeiten gleich groß. Während der Embryonalentwicklung z. B. steigt der prozentuale Anteil der Fettsäuren an der Energiegewinnung von 50% auf 75%, der des Proteins sinkt dabei von 50 auf 25%. Während des Schlupfvorganges sinkt dann der Anteil der Fettsäuren, statt dessen wird in verstärktem Maße Glykogen verbrannt. Nach dem Schlupfakt sind die Fettsäuren wiederum mit 50—78% maßgeblich an der Energiegewinnung beteiligt. Bis zum 57./60. Tag der Entwicklung bei 10° C werden die Fettsäuren fast ausschließlich in Form von Lipoproteiden resorbiert, dann erst in Form der Glyceride. Während der Umstellung von einer Energiequelle auf die andere, kommt es zum kurzfristigen Absinken der Wärmeproduktion. Erneutes Einsetzen der Glykogenverbrennung vermag die Depression nicht auszugleichen. (Eine entsprechende Herabsetzung des Umsatzes zu diesem Zeitpunkt kommt ebenfalls in einer Verminderung des Sauerstoffverbrauchs zum Ausdruck. HAMDORF, unveröffentlicht.) Abgesehen von diesen kurzfristigen Depressionsphasen — zum Zeitpunkt des Schlüpfens und kurz vor dem restlosen Aufzehren des Dottersacks — werden Lipoproteid und Protein bevorzugt resorbiert. Während großer Zeiträume ist daher die konstante Dotterabnahme/Zuwachs gleichbedeutend mit einer konstanten Lipoproteid- und Proteinabnahme/Zuwachs. Protein und Proteinkomponente des Lipoproteids werden dabei vom Keim vorwiegend für den Aufbau der Körpereiweiße, die Fettsäurekomponente dagegen in steigendem Maße für die Energiegewinnung verwendet. Da nun einerseits für den Aufbau von 1 mg Körpersubstanz stets die gleiche Dottermenge (0,475 mg Lipoproteid und Protein) verbraucht wird, unabhängig davon wie groß der Keim ist und wie schnell der Aufbau erfolgt, und andererseits der Anteil der Fettsäurekomponente an der Wärmeproduktion nur langsam von 50 auf 78% steigt, kann auch die für den Aufbau und den Grundumsatz des Keims benötigte O_2-Menge mit fortschreitender Entwicklung nur gering ansteigen. Anhand der Atmungsmessungen läßt sich diese Voraussage bestätigen. Der Sauerstoffverbrauch/Zuwachs ergab unter

normalen O_2-Verhältnissen (Stufe 1) bis kurz vor dem restlosen Einschmelzen des Dottersacks (bei 100 mg Larvengewicht) den zu erwartenden schwachen Anstieg (Abb. 6a), dann raschen Anstieg.

$$\text{Sauerstoffverbrauch/Zuwachs} = \frac{\sum_{t_1}^{t_2} O_2/h/\text{Tier}}{G_2 - G_1}.$$

Der steile Anstieg am Ende der Entwicklung ist darauf zurückzuführen, daß die Lipoproteid- und Proteinreserven erschöpft sind und damit kein Zuwachs mehr erfolgen kann; das Verhältnis von Sauerstoffverbrauch pro Zuwachs muß dann ins Unendliche wachsen.

Bei der Stufe 2 ergab sich ein gleicher Kurvenverlauf wie bei Stufe 1. Selbst bei niedrigeren O_2-Spannungen, wie bei den Stufen 3 und 4, liegt der O_2-Verbrauch/Zuwachs zunächst nicht wesentlich höher als bei den günstigeren O_2-Verhältnissen. Der Energieverbrauch/Zuwachs steigt bei der O_2-Stufe 3 erst zwischen 45 und 75 mg und bei der Stufe 4 zwischen 20 und 30 mg erheblich über das normale Maß hinaus an. Anschließend folgt eine Phase geringen Anstiegs und zum Ende der Entwicklung erneuter steiler Anstieg.

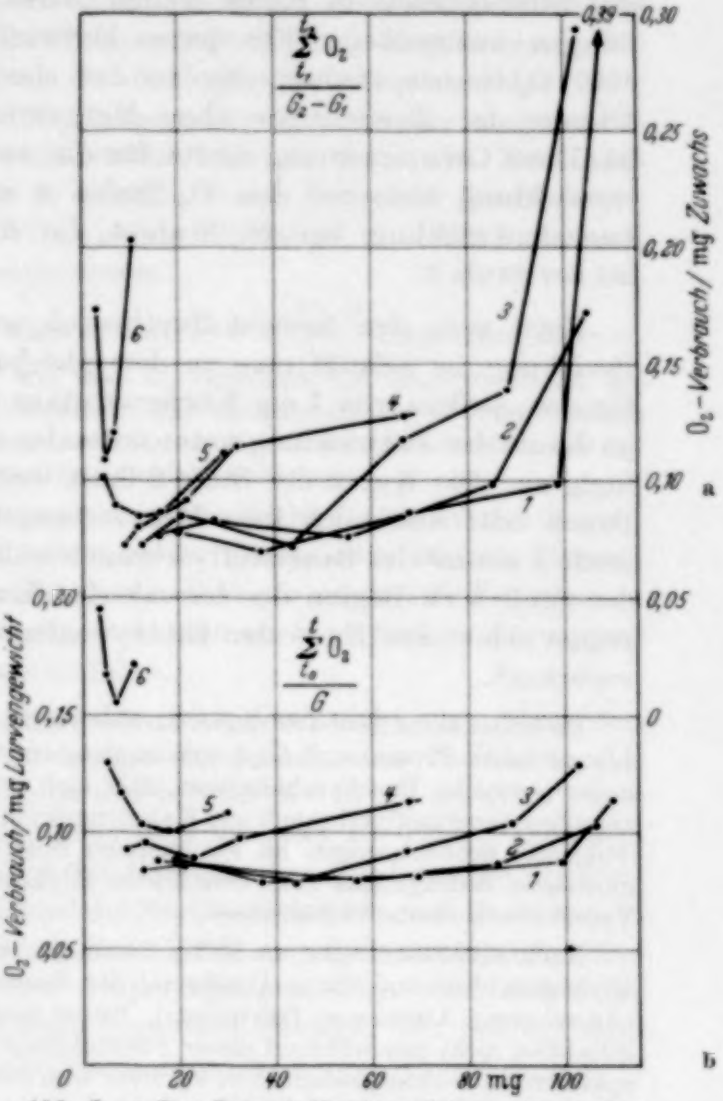

Abb. 6. a Der Sauerstoffverbrauch/Zuwachs in Abhängigkeit von der Larvengröße bei verschiedenem Sauerstoffdruck. Ordinate: Sauerstoffverbrauch/mg Zuwachs. Abszisse: Larvengewicht in mg. b Der Sauerstoffverbrauch/Larvengewicht bei verschiedenen Sauerstoffspannungen. Ordinate: Sauerstoffverbrauch/mg Larvengewicht

Aus der Differenz der Kurven (Stufe 3 und 4) gegenüber der Normalkurve läßt sich der Mehrverbrauch an Energie bei erniedrigten O_2-Spannungen abschätzen. Der Mehrverbrauch beträgt bei der Stufe 3 35% (im Bereich zwischen 70 und 90 mg) und für die Stufe 4 50% (zwischen 30 und 70 mg).

Während der Embryonalentwicklung tritt eine Erhöhung des Energieverbrauchs erst bei sehr niedrigen O_2-Drucken auf (Stufen 5 und 6); Stufe 4 zeigte dagegen noch keine Erhöhung.

Obgleich bei der Stufe 4 noch keine Erhöhung des Energieverbrauchs festzustellen war, wurde die Wachstumsgeschwindigkeit bei diesem Druck bereits auf etwa 50% herabgesetzt (vgl. Kapitel A, III, 1). Der Keim vermag demnach ohne „Energieverluste" die Geschwindigkeit des Stoffwechsels in einem weiten Bereich den gegebenen O_2-Spannungen anzupassen. Für jedes Entwicklungsstadium gibt es also eine O_2-Grenzspannung, bis zu der eine Anpassung durch Herabsetzung der Zuwachsrate ohne Mehrverbrauch an Energie möglich ist. Diese Grenzspannung dürfte für die zweite Hälfte der Embryonalentwicklung zwischen den O_2-Stufen 4 und 5 liegen, für die frühe Larvalentwicklung bei der Stufe 4, für die späte Larvalentwicklung bei der Stufe 3.

Setzt man den Sauerstoffverbrauch zum Gewicht der Larven in Beziehung, so gelangt man zu dem gleichen Ergebnis (Abb. 6b). Der für den Aufbau von 1 mg Körpersubstanz benötigte Sauerstoff nimmt im Laufe der Entwicklung unter normalen O_2-Verhältnissen nur geringfügig zu. Die Kurve der Stufe 2 läuft weitgehend parallel; bei diesem Druck tritt also noch kein Mehrverbrauch an Energie ein. Bei der Stufe 3 nimmt der Sauerstoffverbrauch während der zweiten Hälfte, bei der Stufe 4 zu Beginn der Larvalentwicklung zu. Die Stufen 5 und 6 zeigen schon am Ende der Embryonalentwicklung erhöhten Energieverbrauch.

Da bisher keine Beobachtungen darüber vorliegen, ob bei erniedrigtem O_2-Druck Lipoproteide, Protein und Glykogen in gleichem Verhältnis verbrannt werden wie unter normalen Druckverhältnissen, läßt sich nicht einwandfrei entscheiden, ob zwischen Sauerstoffverbrauch und Kaloriengewinn direkte Proportionalität besteht. Folgende Beobachtungen an Fischkeimen deuten darauf hin, daß es unter ungünstigen Bedingungen zum verstärkten Glykogenabbau kommt und damit zur Verschiebung dieses Verhältnisses.

Nach Untersuchungen an Stör-, Fundulus- und Salmonidenkeimen spielt der Glykogenabbau nur vor und während der Gastrulation eine bedeutendere Rolle (ARMSTRONG, AMBERSON, DEVILLERS). SMITH fand jedoch, daß verstärkter Glykogenabbau nicht nur während dieser Entwicklungsphase einsetzt, sondern auch bei späteren Entwicklungsstadien, so kurz vor dem Schlüpfen und am Ende der Larvalentwicklung. SMITH betont, daß immer dann verstärkter Glykogenabbau erfolgt, wenn kritische Embryonalstadien durchlaufen werden. Es ist daher möglich, daß bei sehr niedrigen O_2-Drucken ebenfalls ein größerer Teil des Umsatzes durch verstärkten Glykogenabbau gedeckt wird.

Inwieweit anaerober Abbau zum Energiegewinn bei niederen O_2-Drucken beitragen kann, läßt sich ebenfalls noch nicht entscheiden. Eigene Beobachtungen über die Resistenzzeiten bei O_2-Entzug machen es jedoch wahrscheinlich, daß Embryonen und Larven jederzeit zu verstärktem anaerobem Abbau fähig sind.

B. Der Einfluß der oberen Grenztemperaturen auf die Embryonalentwicklung der Regenbogenforelle

I. Problemstellung

Über den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklungsgeschwindigkeit und die Keimlingsgröße liegen zahlreiche Beobachtungen vor (mathematisch bearbeitet durch LINDROTH, KAWAJIRI u. a.).

Einerseits nimmt mit steigender Temperatur die Entwicklungsgeschwindigkeit der Embryonen entsprechend der Arrheniusgleichung zu und andererseits bewirkt eine Temperaturerhöhung Herabsetzung der Schlupfgröße. Diese Abnahme der Schlupfgröße mit steigender Temperatur ist (entsprechend den Ergebnissen der O_2-Versuche) im normalen Temperaturbereich darauf zurückzuführen, daß durch die Erhöhung des Stoffwechsels sich bereits zu einem früheren Zeitpunkt der Embryonalentwicklung Gleichgewicht zwischen O_2-Zufuhr und O_2-Verbrauch einstellt, als bei tieferen Temperaturen.

Da nach der Gleichung von KROGH-HARVEY) $C = \frac{B\,r\,T}{3\,D}$ Proportionalität zwischen dem kritischen Druck C und dem O_2-Verbrauch (B) besteht, nimmt der kritische Druck mit steigender Temperatur, also mit dem Anstieg des Stoffwechsels zu. Durch Erhöhung der Temperatur werden somit, wie bei einer Senkung des O_2-Drucks die Embryonen zum vorzeitigen Schlupf gezwungen.

Nach eigenen Beobachtungen nimmt die Schlupfgröße bei der Regenbogenforelle fast linear mit ansteigender Temperatur ab (im Bereich von 5—22,5° C, s. Tabelle 5). Bei diesem Versuch wurden die Embryonen bis zu 196 E° bei 5° C angezogen und dann nach vorheriger Anpassung in die höheren Temperaturen überführt.

Gewichtsbestimmungen liegen für diese Serie nicht vor. Nach den Werten der O_2-Druckversuche entspricht jedoch eine Reduktion der Schlupflänge im normalen Temperaturbereich (5—15° C) um etwa 2 mm einer Herabsetzung des Schlupfgewichtes um etwa 40—50%. Eine derartige Herabsetzung stimmt mit den theoretischen Forderungen überein: Nach der Arrheniusgleichung wird der Stoffwechsel (Sauerstoffverbrauch) durch eine Temperaturerhöhung von 10° C ungefähr verdoppelt. Der kritische Druck (C), der den Schlupfvorgang auslöst, wird daher bei 15° C bereits bei dem halben Embryogewicht erreicht. Der Schlupf muß demnach bei 15° C mit 50% des Schlupfgewichtes von 5° C erfolgen.

Komplizierter gestalten sich dagegen die Vorgänge im Bereich der oberen Grenztemperaturen. Wie Vorversuche ergaben, läßt sich frischbefruchtetes Eimaterial bis zu einer Temperatur von 14,5—15° C je nach Material ohne größere Verluste erbrüten. Oberhalb dieser Temperaturen starben die Eier nach kurzer Zeit quantitativ ab. Spätere Embryonalstadien zeigten dagegen wesentlich höhere Thermoresistenz. Embryonen von 200 E° ließen sich in der Regel noch bei 20—24° C bis zum Schlupf

Tabelle 5. *Schlupfgrößen von drei Einaterialien bei ansteigender Temperatur*

Die Embryonen wurden bis zu 196 E° bei 5° C angezogen und dann nach mehrstündiger Anpassung in die höheren Temperaturen überführt. Die Messungen wurden bei der angegebenen Tagesgradzahl durchgeführt.

Einmaterial Nr.	5° C				10° C				15° C				20° C				22,5° C			
	D°	$\bar{x}$	s	n	D°	$\bar{x}$	s	n	D°	$\bar{x}$	s	n	D°	$\bar{x}$	s	n	D°	$\bar{x}$	s	n
1	340	17,48	0,27	21	347	16,79	0,20	20	334	15,78	0,32	20	333	14,17	0,30	20	349	12,08	0,30	5
2	349	16,45	0,33	21	363	15,79	0,28	20	342	14,53	0,19	20	359	13,48	0,28	20				
3	355	15,90	0,30	21	363	14,90	0,25	20	342	13,93	0,23	20	359	12,81	0,25	20	349	12,04	0,17	4

Die Messungen wurden bei der angegebenen Tagesgradzahl = D° durchgeführt.

bringen (s. Tabelle 5). Während der Embryonalentwicklung steigt also die Grenztemperatur um mehrere Grade. Durch die folgenden Experimente sollte nun geklärt werden, in welcher Weise dieser Anstieg der Thermoresistenz von 0 E° bis zum Schlupf erfolgt.

Für die Versuche wurde eine Thermostatenanlage (neun Temperaturen im Bereich von 14—25° C, HAMDORF 1960) verwendet. Der Rogen von zwei dreijährigen Weibchen wurde zunächst bei 5° C angezogen und dann auf verschiedenen Embryonalstadien in die Thermostaten überführt. Die abgestorbenen Eier wurden in Abständen von 3—8 Std je nach Sterblichkeit ausgelesen. Insgesamt wurden acht Embryonalstadien auf ihre Thermoresistenz geprüft.

II. Versuchsergebnisse

Die Ergebnisse der Resistenzversuche wurden in den Tabellen 6 und 7 zusammengefaßt wiedergegeben. Aus dem Zahlenmaterial ergeben sich folgende Beziehungen:

1. Die Abhängigkeit der mittleren Sterbezeit von der Temperatur bei acht verschiedenen Embryonalstadien. Wie aus den mittleren Sterbezeiten (die Zeit, bis zu der 50% der Embryonen abgetötet werden, Tabelle 6) hervorgeht, richtet sich die Geschwindigkeit des Absterbens erwartungsgemäß nach der Höhe der Temperatur. Bei 5 E° z. B. sterben die Keime im Temperaturbereich von 20—22° C innerhalb von 1,5 Tagen zu 50% ab, im Bereich zwischen 19 und 14° C steigt die mittlere Sterbezeit exponentiell auf ∞ an.

Weiterhin läßt sich aus der Tabelle 6 ersehen, daß die mittlere Sterbezeit mit fortschreitender Embryonalentwicklung rasch ansteigt. Bei einem späteren Entwicklungsstand von 60 E° ergab sich bei 20° C bereits ein merklicher Anstieg der mittleren Sterbezeit (2,7 Tage gegenüber

Tabelle 6. *Die Thermoresistenz der verschiedenen Embryonalstadien*

(Mittlere Sterbezeit in Tagen ($\bar{x}$); L = überlebende Larven) sowie der Anstieg der mittleren Grenztemperatur während der Embryonalentwicklung.

Temperatur	Entwicklungsgrad																													
	5 E°				60 E°				100 E°				130 E°				150 E°				200 E°				250 E°				300 E°			
°C	$\bar{x}$	s	n	L	$\bar{x}$	s	n	L	$\bar{x}$	s	n	L	$\bar{x}$	s	n	L	$\bar{x}$	s	n	L	$\bar{x}$	s	n	L	$\bar{x}$	s	n	L	$\bar{x}$	s	n	L
25																													1,3	0,4	16	
24																					3,1	0,6	21						1,0		21	1
																					3,6	0,4	21						1,2	0,4	17	
23																	3,2	1,1	20		4,2		28	3		14	8				17	13
																	3,7	0,5	19		4,8		30	3		13	5				15	8
22	1,5	0,1	47		1,1	0,6	38		1,6	0,7	94		4,0	1,2	43		4,8	2,2	25				35	27		27	22				16	15
	1,5	0,2	27		1,2	0,6	27		1,6	0,8	84		4,7	1,6	60		6,5	2,4	25				23	19		25	25				16	15
21	1,5	0,3	40		1,8	0,7	30		2,8	1,3	69		4,6		45	1	6,2		23	5			27	21		21	21				15	15
	1,6	0,3	27		1,7	0,7	29		2,8	1,2	49		5,7	2,8	46		6,9	1,7	22				33	28		30	30				15	15
20	1,5	0,4	22		2,7	0,5	30		4,5	1,6	76		8,0		28	7	7,8		26	10			32	21		22	22				18	18
	1,8	0,4	37		2,9	1,3	29		5,0	2,5	55		9,5		33	16			22	13			32	28		23	22				23	23
19	3,5	0,7	31		5,1	2,2	39		7,1		68	5	9,5		34	14			16	13			30	28		17	17				15	15
	4,2	0,7	32		10,3	2,4	31		9,8		49	20			26	25			20	16			29	27		21	20				17	17
18	4,5	1,1	59		10,7	3,3	35		11,5		55	22			25	24			22	16												
	4,3	0,8	27		12,8		29	6			42	34			26	21			19	15												
17	4,9	0,9	52		13,7		28	2			26	15			20	16																
	5,7		42	2			42	24			15	11			33	32																
16	5,5	1,5	37				17	10																								
	18,9		33	10			23	20																								
15	6,5		50	12																												
			25	23																												
14			32	22																												
			29	23																												
Grenztemp.	14,4				16,2				17,4				18,8				19,7				22,4				23,1				23,4			
	15,7				17,2				18,8				20,0				20,2				22,5				22,8				23,7			

Tabelle 7. *Der Einfluß der oberen Letaltemperaturen auf die Schlupfgröße nach verschieden langer Einwirkungszeit* (Totallänge in Millimetern)

Temperatur	Entwicklungsgrad																							
	5 E°			60 E°			100 E°			130 E°			150 E°			200 E°			250 E°			300 E°		
°C	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n
23																12,9		3	13,83	0,39	7	15,50	0,38	12
																14,0		3	14,20	0,28	5	16,33	0,28	6
22																13,60	0,29	20	14,43	0,37	20	15,53	0,15	12
																14,94	0,35	12	15,23	0,20	20	16,38	0,28	6
21																14,15	0,29	19	14,52	0,25	20	15,56	0,29	14
																14,89	0,29	20	15,33	0,24	20	16,34	0,19	13
20										13,75	0,22	4	13,99	0,33	8	14,96	0,27	17	14,77	0,35	20	15,54	0,20	17
										14,61	0,35	10	14,35	0,14	6	15,56	0,19	20	15,95	0,34	20	16,40	0,20	20
19							13,95	0,78	4	13,99	0,53	11	14,19	0,27	10	15,51	0,18	20	15,18	0,33	15	15,64	0,17	9
							14,95	0,49	16	15,58	0,45	20	15,59	0,23	15	16,00	0,29	20	16,37	0,21	20	16,31	0,19	16
18							14,27	0,46	20	15,22	0,35	20	15,20	0,35	15									
				14,90	0,60	6	15,56	0,26	29	16,12	0,27	20	16,28	0,18	15									
17				14,1		2	15,55	0,18	14	15,61	0,25	13												
	13,8		2	15,34	0,36	20	16,16	0,22	10	16,13	0,29	20												
16				14,98	0,37	9																		
	14,94	0,43	9	16,14	0,34	16																		
15	14,48	0,23	6																					
	16,15	0,39	12																					
14	15,10	0,48	12																					
	16,38	0,31	12																					

1,5 Tagen bei 5 E°); 16 bzw. 17° C überlebten bereits mehr als 50% der Keime. Bei 100 E° beginnt der Anstieg bei 21° C, und schon bei 18—17°C überlebten mehr als 50%. Spätere Embryonalstadien zeigten den gleichen Zusammenhang: Vorverlegung des Anstiegs und gleichzeitige Vorverlegung der Grenztemperaturen. Im Laufe der Embryonalentwicklung kommt es somit zur Parallelverschiebung der Kurven.

2. Der Anstieg der mittleren Grenztemperatur während der Embryonalentwicklung. Entsprechend der Parallelverschiebung der Sterbekurven nimmt die mittlere Grenztemperatur (d.h. die Temperatur, bei der noch 50% der Keime bis zum Schlupf gelangen = obere Letaltemperatur) während der ersten Hälfte der Embryonalentwicklung schnell zu und nähert sich dann asymptotisch den Grenzwerten 23,1 bzw. 23,4° C. Damit erreichen die Keime bereits am Ende der Embryonalentwicklung den Grenzwert adulter Tiere (22,5—23,5° C).

Die getesteten Eimaterialien unterschieden sich frühembryonal in ihrer Thermoresistenz um 1,3° C; im Laufe der Embryonalentwicklung glich sich diese Differenz jedoch langsam aus.

3. Die Temperaturabhängigkeit der Schlupfgröße im Bereich der Grenztemperaturen. Wie bereits anhand der Vorversuche gezeigt wurde, nimmt die Schlupfgröße mit steigender Temperatur bis zu 5,5 mm = 31% der Gesamtlänge ab. Bei den Vorversuchen wurden die Embryonen zunächst bei 5° C bis zum Entwicklungsgrad von 196 E° angezogen und dann in die höheren Temperaturen eingesetzt. Die gefundenen Differenzen in der Keimlingsgröße sind somit auf die Einwirkung hoher Temperaturen während des letzten Drittels der Embryonalentwicklung zurückzuführen. Aus dem Vorversuch ist daher nur zu schließen, daß längere Einwirkung zur Reduktion der Keimlingsgröße führt, dagegen nicht, ob die Stärke der Keimlingsreduktion von der Einwirkungszeit abhängig ist. Durch die Messung der Schlupfgrößen nach verschieden langer Einwirkunszeit hoher Temperaturen (Hauptversuch, Tabelle 7) sollte daher geprüft werden, welche Bedeutung der Einwirkungszeit bei der Keimlingsreduktion zukommt.

Nach Tabelle 7 fällt die Schlupfgröße bei allen getesteten Embryonalstadien im Bereich der Grenztemperaturen steil ab. Der Abfall beträgt im Mittel bei beiden Materialien 0,64 mm Tl pro 1,0° C.

Bei der Berechnung wurde das Embryonalstadium 300 E° nicht berücksichtigt. Bei 300 E° erfolgte keine Reduktion der Keimlingsgröße, da die Larven bei allen erhöhten Temperaturen zum sofortigen Schlüpfen veranlaßt wurden. Die Schlupfgröße entsprach hier also der Einsatzgröße.

Im normalen Lebensbereich (zwischen 5 und 15° C, Vorversuch) ist der Abfall wesentlich schwächer, nur 0,19 mm Tl pro 1,0° C. Die Reduktion der Keimlingsgröße ist im Bereich der Grenztemperaturen 3,4mal stärker als im normalen Lebensbereich.

Weiterhin zeigt ein Vergleich der Schlupfgrößen nach verschieden langer Einwirkungszeit der Grenztemperaturen, daß die Herabsetzung der Keimlingsgröße auf eine bestimmte Länge (z.B. auf 14,9 mm bei Eimaterial 2) durch verschiedene Temperaturen hervorgerufen werden kann, im angeführten Beispiel durch 16—23° C, je nachdem, zu welchem Zeitpunkt der Embryonalentwicklung die Keime den Grenztemperaturen ausgesetzt werden (Tabelle 8).

Tabelle 8

	Entwicklungsgrade							
	5 E°	60 E°	100 E°	130 E°	150 E°	200 E°	250 E°	300 E°
Temp. °C	16°	18°	19°	20—19°	20—19°	22°	23—22°	23°
Totallänge in mm	14,94	14,90	14,95	14,61 bis 15,58	14,35 bis 15,59	14,94	14,20 bis 15,23	16,33

Nach diesen Ergebnissen wird also die Schlupfgröße nicht nur durch die Höhe der Temperatur, sondern auch durch deren Einwirkungsdauer bestimmt. Hierin unterscheidet sich der Temperatureffekt von dem Sauerstoffdruckeffekt. Wie im Kapitel A, III, 1 ausgeführt wurde, wird die Schlupfgröße durch den herrschenden O_2-Partialdruck direkt bestimmt, weitgehend unabhängig davon, wie lange der Keim den erniedrigten O_2-Spannungen ausgesetzt war.

Die Erscheinung, daß nicht nur die Höhe der Temperatur, sondern auch die Einwirkungsdauer die Keimlingsgröße bestimmt, läßt sich durch folgende Hypothese erklären:

Der Anstieg der mittleren Grenztemperaturen während der ersten Hälfte der Embryonalentwicklung, sowie die Beobachtungen über den Stoffwechsel während der frühen Embryonalstadien (ARMSTRONG, AMBERSON, DEVILLERS, LINDROTH, SCHLENK, SMITH u. a.) deuten darauf hin, daß das Fermentsystem erst langsam zur vollen Leistungsfähigkeit aufgebaut wird. Durch überhöhten Stoffwechsel im Bereich der Grenztemperaturen treten nun möglicherweise Stoffwechselprodukte auf, die nicht durch die Eimembran abgegeben werden können und damit keimschädigend wirken. Bei Keimen, die bereits frühembryonal einer Grenztemperatur ausgesetzt werden, werden sich die angehäuften Stoffwechselprodukte während der gesamten Embryonalentwicklung hemmend auswirken und die Reduzierung der Keimlingsgröße verursachen.

Zusammenfassung der Versuchsergebnisse

1. In der vorliegenden Arbeit wird der Einfluß erniedrigter O_2-Spannungen und die Auswirkung hoher Erbrütungstemperaturen auf die

Embryonal- und Larvalentwicklung der Regenbogenforelle (*Salmo irideus* GIBB.) untersucht.

2. Zunächst wird eine Apparatur zur Einstellung verschiedener konstanter O_2-Spannungen beschrieben.

3. Die Erbrütungsexperimente zeigten, daß die Senkung des O_2-Drucks auf frühembryonalem Stadium zur Verlängerung und auf spätembryonalem Stadium zur Verkürzung der Entwicklungszeit bis zum Schlupf führt.

4. Mit fallendem O_2-Druck nimmt das Schlupfgewicht von etwa 28 auf etwa 5 mg ab. Unabhängig von der Einwirkungszeit wird die Schlupfgröße direkt vom herrschenden Partialdruck bestimmt.

5. Die Wachstumsgeschwindigkeit (Gewichtszunahme und Längenzunahme) der Embryonen und Larven richtet sich streng nach dem O_2-Druck.

6. Larven, die nach mehrwöchigem Aufenthalt unter geringem O_2-Druck ihren Zuwachs einstellten, zeigten unter günstigen O_2-Bedingungen erneuten, normalen Zuwachs.

7. Bei O_2-Unterdruck verläuft die Organdifferenzierung nicht mehr in der gleichen Reihenfolge wie unter normalem O_2-Druck. Weiterhin werden die Körperproportionen der Larven verändert. Anhand von Längen- und Gewichtsbestimmungen konnte gezeigt werden, daß das Längenwachstum durch die Senkung des O_2-Drucks weniger beeinflußt wird als das Dickenwachstum.

8. Atmungsmessungen ergaben, daß im letzten Drittel der Embryonalentwicklung Depression im Atmungszuwachs einsetzt und daß der Schlupf erfolgt, wenn die O_2-Zufuhr durch die Eimembran nicht mehr ausreicht, den minimalen O_2-Bedarf der Keime zu decken. Nach dem Schlupf setzt erneuter exponentieller Anstieg des O_2-Verbrauchs ein. Der Atmungszuwachs ist dabei in einem weiten Bereich proportional der Gewichtszunahme. Ein Mehrverbrauch an Sauerstoff/Zuwachs trat während der Embryonalentwicklung erst bei einem Sauerstoffgehalt von 1,6—2,0 mg O_2/l ein, während der frühen Larvalentwicklung bei 3,0 mg O_2/l und während der späten Larvalentwicklung bei 4,7 mg O_2/l.

9. Durch Temperaturversuche (im Bereich von 14—25° C) wurde der Anstieg der mittleren Grenztemperatur (Letaltemperatur) während der Embryonalentwicklung bestimmt. Während der ersten Hälfte der Entwicklung steigt die Grenztemperatur steil an und nähert sich dann asymptotisch dem Grenzwert adulter Tiere.

10. Die Messungen der Keimlingsgrößen ergaben, daß die Schlupfgröße sowohl von der Höhe der Temperatur als auch von deren Einwirkungszeit abhängig ist.

Literatur

ALDERDICE, D. F., and W. P. WICKETT: A note on the response of developing chum salmon eggs to free carbon dioxide in solution. J. Fish. Res. Bd. Canada **15** (5), 797—799 (1958).

— — and J. R. BRETT: Some effects of temporary low dissolved oxygen levels on pacific salmon eggs. J. Fish. Res. Bd. Canada **15** (2), 229—249 (1957).

ALLEN, G. H.: Survival through hatching of eggs from silver salmon *(Oncorhynchus* KISUTCH*)*. TransAmer. Fish. Soc. **87**, 207—219 (1957).

AMBERSON, W. R., and J. ARMSTRONG: The respiratory metabolism of Fundulus heteroclitus during embryonic development. J. cell. comp. Physiol. **2**, 381—397 (1933).

BASU, S. P.: Active respiration of fish in relation to ambient concentrations of oxygen and carbon dioxide. J. Fish. Res. Bd. Canada **16** (2), 175—212 (1959).

BLACK, E. C.: The transport of oxygen by the blood of freshwater fish. Biol. Bull. **79**, 215—229 (1940).

— F. E. J. FRY and V. S. BLACK: The influence of carbon dioxide on the utilization of oxygen by some freshwater fish. Canad. J. Zool. **32**, 408—420 (1954).

BRETT, J. R.: Temperature tolerance in young pacific salmon, Genus *Oncorhynchus*. J. Fish. Res. Bd. Canada **9**, 265—323 (1952).

—, and D. F. ALDERDICE: The resistance of cultured young chum and sockey salmon to temperature below 0° C . J. Fish. Res. Bd. Canada **15** (5), 805—813 (1958).

BUZNIKOW, G. A.: On the physiology of the hatching glands of embryo in teleostea. Z. obsc. Biol. **18**, 350—359 (1957).

DEVILLERS, C., J. MOMURAT et J. COLAS: Action du cyanure des potassium sur les stades prégastruléeus de l'œuf de *Salmo irideus*. C. R. Acad. Sci. (Paris) **249**, 2229—2230 (1959).

—, et J. ROSENBERG: Les premiéres phases du dévelopment de l'œuf de *Salmo irideus* en anaerobiose. C. R. Acad. Sci. (Paris) **237**, 1561—1562 (1953).

EMBODY, G. C.: Relation of temperature to the incubations periods of eggs of four species of trout. Trans. Amer. Fish. Soc. **64** (1934).

FERGUSON, J. K. W., and E. C. BLACK: The transport of CO_2 in the blood of certain freshwater fishes. Biol. Bull. **80**, 139—152 (1941).

FRY, F. E. J.: A fractionating column to provide water of various dissolved oxygen content. Canad. J. Tech. **29** (3), 144—146 (1951).

— V. S. BLACK and E. C. BLACK: Influence of temperature on the asphyxiation of young goldfish (*Carassius auratus* L.) under various tensions of oxygen and carbon dioxide. Biol. Bull. **92**, 217—224 (1947).

— J. S. HART and K. F. WALKER: Lethal temperature relations for a sample of young speckled trout, *Salvelinus fontinalis*. Univ. Toronto Stud., Biol. Ser. No 54; Pub. Ontario Fish. Res. Lab., No 66,35 pp. (1946).

GARSIDE, E. T.: Some effects of oxygen in relation to temperature on the development of lake trout embryos. Canda. J. Zool. **37**, 690—698 (1959).

—, and F. E. J. FRY: A possible relationship between yolk size and differentiation in trout embryos. Canad. J. Zool. **37**, 384—386 (1959).

—, and J. S. TAIT: Preferred temperature of rainbow trout *(Salmo Gairdneri)* and its unusual relationship to acclimation temperature. Canad. J. Zool. **36**, 563 bis 567 (1958).

GIBSON, E. S., and F. E. J. FRY: The performance of the lake trout, *Salvelinus namaycush*, at various levels of temperature and oxygen pressure. Canad. J. Zool. **32**, 252—260 (1954).

Graham, J. M.: Some effects of temperature and oxygen pressure on the metabolism and activity of the speckled trout, *Salvelinus fontinalis*. Canad. J. Res. D **27**, 270—288 (1949).

Gray, J.: The effect of temperature on the development of the eggs of *Salmo fario*. Brit. J. exp. Biol. **6**, 125—150 (1928).

Hamdorf, K.: Die Beeinflussung der Embryonalentwicklung der Regenbogenforelle (*Salmo irideus* Gibb.) durch Strahlung im sichtbaren Bereich. Z. vergl. Physiol. **42**, 525—565 (1960).

Hayes, F. R.: The growth, general chemistry and temperature relations of salmonid eggs. Quart. Rev. Biol. **24** (4), 281—308 (1949).

— I. R. Wilmot and D. A. Livingstone: The oxygen consumption of the salmon eggs in relation to development and activity. J. exp. Zool. **116** (3), 377—395 (1951).

Irving, L., E. C. Black and P. Safford: The influence of temperature upon the combination of oxygen with blood of trout. Biol. Bull. **80**, 1—17 (1941).

Ishida, J., and S. Taguchi: Effect of 2,4-dinitrophenol and sodium acide on lactic acid production during early development of the teleost, *Oryzias latipes*. Annotat. Zool. Jap. **30**, 1—7 (1957).

Kawajiri, M.: The optimum temperature of water for the hatching of the eggs of trout, *Oncorhynchus mason*. J. Imp. Fish. Inst. **23** (2), 14—19 (1927).

— On the optimum temperature of water for hatching the eggs of rainbow trout. The influence of variation of temperature of water on the development of fish eggs. J. Imp. Fish. Inst. **23** (3), 59—73 (1927).

— The influence of variation of temperature of water on the development of fish-eggs. II. On the relation of growth and death from starvation of the trout fry to temperature. J. Imp. Fish. Inst. **24** (1), 1—8 (1928).

Krogh, A.: The comparative physiology of respiratory mechanisms. Philadelphia: Univ. Pennsylvania Press 1941. 172 pp.

Lindroth, A.: Sauerstoffverbrauch der Fische bei verschiedenem Sauerstoffdruck und verschiedenem Sauerstoffbedarf. Z. vergl. Physiol. **28**, 142—152 (1940).

— Sauerstoffverbrauch der Fische. II. Verschiedene Entwicklungs- und Altersstadien von Lachs und Hecht. Z. vergl. Physiol. **29** (4), 583—594 (1942).

— Zur Biologie der Befruchtung und Entwicklung beim Hecht. Med. fran Stat. undersoknings- ock forsocksanstalt for sotwattenfisket Nr. 24 (1946).

Shepard, M. P.: Resistance and tolerance of young speckled trout *(Savelinus fontinalis)* to oxygen lack, with special reference to low oxygen acclimation. J. Fish. Res. Bd. Canada **12**, (3), 387—446 (1955).

Smith, S.: Studies in the development of the rainbow trout, *Salmo irideus*. The heat production and nitrogenous excretion. J. exp. Biol. **23**, 357—378 (1947).

— Studies in the development of the rainbow trout *(Salmo irideus)*. J. exp. Biol. **29**, 650—666 (1952).

Townsend, L. P., and D. Earnest: The effects of low oxygen and other extreme conditions on salmonid fish. Proc. Sixth Fac. Sci. Congr. **3**, 345—351 (1940).

Dr. K. Hamdorf, Hamburg 20, Erikastr. 101

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 44, 550—564 (1961)

SINNESLEISTUNGEN EINHEIMISCHER FLEDERMÄUSE BEI DER NAHRUNGSSUCHE UND NAHRUNGSAUSWAHL AUF DEM BODEN UND IN DER LUFT

Von

ANTON KOLB

Mit 2 Textabbildungen

(Eingegangen am 1. April 1961)

Inhalt

Seite

Einleitung 550
1. Mausohr (*Myotis myotis* BORKH.) 552
2. Spätfliegende Fledermaus (*Eptesicus serotinus* SCHREB.) 556
3. Frühfliegende Fledermaus (*Nyctalus noctula* SCHREB.) 557
4. Langohrige Fledermaus (*Plecotus auritus* L.) 558
5. Rauhhäutige Fledermaus (*Pipistrellus nathusii* KEYS. et BLAS) 560
6. Nahrungserwerb und Beutetiere 561
Zusammenfassung 563
Literatur 563

Einleitung

Auf der Tagung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Frankfurt a. M. 1958 konnte ich berichten, daß das Mausohr *Myotis myotis* einen großen Teil seiner Nahrung vom Boden aufnimmt. Es ortet Insekten auf Grund des Geräusches, das sie beim Krabbeln verursachen, und fliegt oder läuft diese zielsicher an. Verhalten sich die Beutetiere jedoch ruhig auf dem Boden, sind sie im Moos oder Laub verborgen, so werden sie mit Hilfe des Geruchssinnes ausfindig gemacht. Zugleich wird eine Nahrungsauswahl ebenfalls mit Hilfe des Geruchssinnes getroffen.

Die Versuche wurden weitergeführt mit dem Ziel, nicht nur die Art und Weise der Nahrungssuche und Nahrungsauswahl eingehender und bei mehreren Arten zu untersuchen, sondern auch, um zu erforschen, welche Sinne mitwirken und wie groß der Anteil der einzelnen Sinne ist. Zu diesem Zwecke wurde die Größe des benutzten Versuchsschrankes (KOLB 1959) verdoppelt, während die bereits bestehende Einrichtung (Zielflugvorrichtung, Heizung u. dgl.), die sich gut bewährt hatte, beibehalten wurde. Ein Teil der Versuche wurde in dem bereits beschriebenen Zimmer durchgeführt, wo außer dem aufgestellten Versuchsfeld (Abb. 1) ein kleines, elektrisch heizbares Dach (Abb. 2) angebracht wurde. In diesem Zimmer, wie auch im Versuchsschrank, konnten die Tiere nach Belieben ihren Kasten oder das künstliche Dach verlassen und zur Nahrungssuche ausfliegen. Zur Vermeidung jeder Dressur oder

Gewöhnung wurden die Tiere niemals von Hand gefüttert, sondern das Futter wurde immer längst vor dem Ausflug der Tiere in die Versuchs-

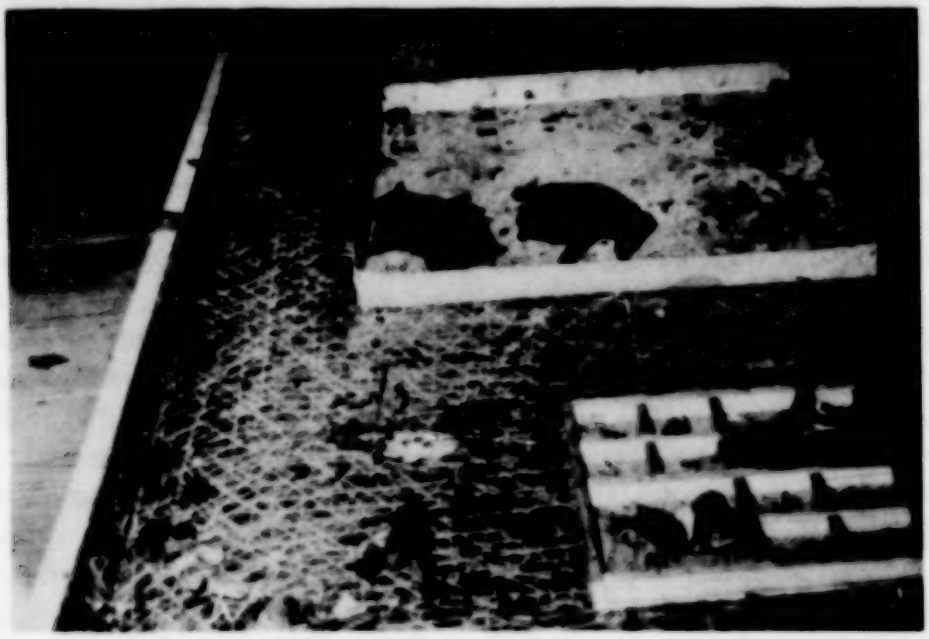

Abb. 1. Versuchsfeld mit Zielflugvorrichtung im Vordergrund

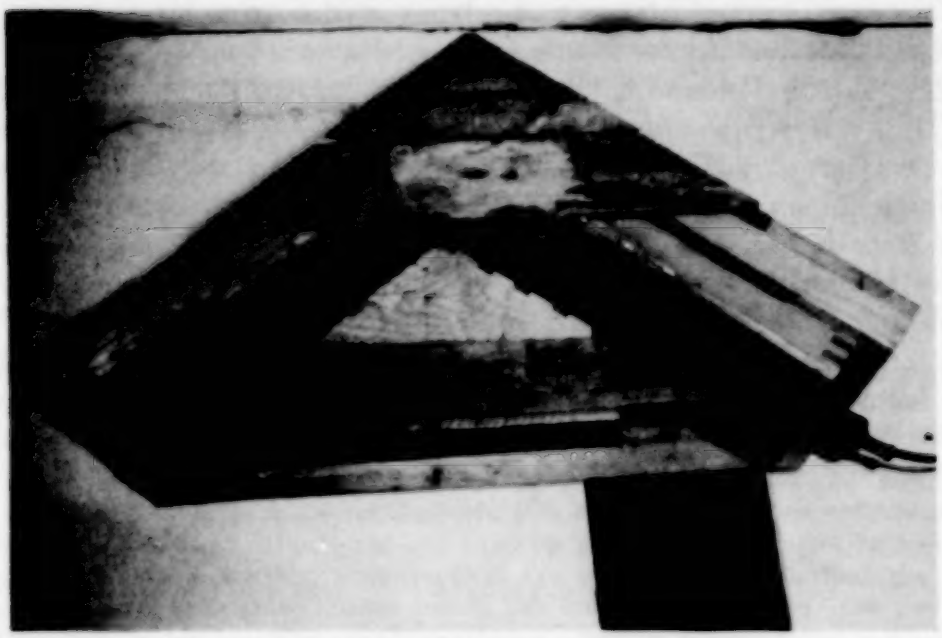

Abb. 2. Elektrisch heizbares Dach

räume gebracht. Dort herrschten nachts immer gleiche Lichtverhältnisse (Dämmerung), da sie nur äußerst schwach von der Straße her erleuchtet wurden, was sich für die Versuche günstig auswirkte.

1. Mausohr (*Myotis myotis* BORKH.)

Bei früheren Versuchen konnte beobachtet werden, daß das Mausohr nicht wahllos Insekten ergreift, sondern eine Nahrungsauswahl trifft. So frißt es z. B. keine Kartoffel- und Erlenblattkäfer, wohl aber Lauf-, Mistkäfer u. dgl. (KOLB 1958). Hierfür wurde der Geruchssinn verantwortlich gemacht (KOLB 1959). Um dies jedoch einwandfrei nachzuweisen und um ein vielleicht vorhandenes Habitusbild von diesen Insekten, das für die Unterscheidung ausschlaggebend sein könnte, auszuschließen, wurde folgende Versuchsanordnung getroffen:

Versuchsserie 1. Es wurde eine Portion Mistkäfer und eine Portion Kartoffelkäfer zermörsert. Mit dem Brei der Mistkäfer wurden lebende Kartoffelkäfer und mit dem Brei der Kartoffelkäfer lebende Mistkäfer bestrichen. Vor dem Ausflug der Mausohren aus ihrem Kasten wurden die so behandelten Käfer mit einem einzigen unbehandelten Mistkäfer in den Versuchsschrank gesetzt, wo sie sich frei bewegen konnten.

Die Tiere reagierten bei ihrem Austritt sofort auf die Laufgeräusche der Käfer. Sie flogen diese an, ließen sich bei ihnen nieder, wandten sich jedoch kurz vor dem Zugreifen von den Käfern ab, sowohl von den mit Kartoffelkäferbrei bestrichenen Mistkäfern als auch von den mit Mistkäferbrei bestrichenen Kartoffelkäfern. Lediglich der unbehandelt gebliebene Mistkäfer wurde ergriffen und gefressen.

Hierdurch kommt klar zum Ausdruck, daß bei den Mausohren nicht etwa ein Habitusbild der Mistkäfer bzw. Kartoffelkäfer vorhanden ist, sondern daß die Unterscheidung bzw. Nahrungsauswahl einzig und allein mit Hilfe des Geruchssinns getroffen wird. Außerdem zeigt der Versuch, daß der Geruch der Kartoffelkäfer den Mausohren sehr widerlich sein muß, da die sonst so gern gefressenen Mistkäfer nach Bestreichen mit Kartoffelkäferbrei verschmäht werden. Umgekehrt vermag der Mistkäferbrei den Kartoffelkäfern keinen appetitanregenden Geruch zu verleihen; der abstoßende Geruch der Kartoffelkäfer dominiert in jedem Fall.

Versuchsserie 2. Ein weiterer Versuch sollte klären, ob der Gesichtssinn beim Erhaschen von Beute eine Rolle spielt. Hierzu wurde folgender Versuch angestellt:

Durch den Versuchsschrank wurde in einer Höhe von etwa 3 cm ein Faden gespannt, der an einem Ende an eine Gummischnur geknüpft und am Rahmen des Versuchsschrankes befestigt wurde. Am anderen Ende wurde der Faden durch ein Loch des Rahmens, das zur Geräuschverminderung mit einer Glasröhre versehen war, geführt. So konnte der Faden sowohl durch Zug als auch durch Drehen von außen bewegt werden. An diesem Faden wurden drei Wattebauschen mit einem Abstand von etwa 8 cm befestigt, wovon die beiden äußeren mit dem Brei zermörserter Mistkäfer bestrichen wurden, während der mittlere unbehandelt blieb.

Als nun im Versuch der Faden und damit die daranhängenden Wattebauschen von außen gedreht und der mittlere Wattebausch zusätz-

lich mit einer Stablampe beleuchtet wurde, lief ein Tier aus einer Entfernung von etwa 30 cm geradlinig auf den im Licht sich bewegenden Wattebauschen zu, erfaßte ihn, ließ ihn jedoch gleich wieder frei, da er geschmacklos war. Wurde am Faden gedreht, ohne einen Wattebauschen zu beleuchten, so blieb dies ohne Einfluß auf die Versuchstiere. Das Ergebnis des Versuches läßt erkennen, wie dies auf Grund der Arbeiten von Eisentraut und Kolmer zu erwarten war, daß sich bewegende Insekten bei entsprechender Helligkeit mit den Augen wahrgenommen werden, jedoch nicht bei tiefer Dämmerung. Dies zeigt einerseits, daß die Leistungsfähigkeit der Augen bei Dunkelheit keineswegs groß ist, nicht einmal so groß, wie die des Menschen, andererseits läßt das Versuchsergebnis die Möglichkeit zu, daß Mausohren z. B. im Lichte einer Straßenlampe schwirrende Nachtschmetterlinge mit den Augen wahrnehmen können.

Versuchsserie 3. Den Versuchen lag die Frage zugrunde: Vermögen die Mausohren auch in der Luft ihre Beutetiere auszuwählen?

Zur Klärung der Frage wurden an einem Abend ein Maikäfer, vier Mistkäfer und drei Kartoffelkäfer an Zwirnsfäden gebunden und diese mit Reißnägeln an der Decke des Versuchszimmers befestigt. Am nächsten Morgen waren Mist- und Maikäfer von den Mausohren gefressen.

Auch ein Kartoffelkäfer fehlte, doch wurde dieser an einem im Raum aufgehängten Fledermauskasten krabbelnd gefunden. Eine Elytre, an der er aufgehangen war, fehlte, die andere wies Bißspuren von zwei Zähnen auf. Ein Mausohr mußte ihn erfaßt, jedoch an der gewohnten Fraßstelle sofort wieder losgelassen haben. Dieses irrtümliche Ergreifen eines Kartoffelkäfers passierte nur einmal, bei allen anschließenden Versuchen wurden diese strikte gemieden. Immer waren Mai- und Mistkäfer abgefressen, nicht aber die Kartoffelkäfer.

Plötzlich zeigte sich, daß mitunter ein Mai- oder Mistkäfer unberührt blieb, was ich einige Zeit nicht zu deuten vermochte. Nach genauer Betrachtung der Situation kam mir ein richtungweisender Gedanke. Die unberührt gebliebenen Mai- und Mistkäfer hingen immer in nächster Nähe eines Kartoffelkäfers, weshalb ich vermutete, daß der Geruch der Kartoffelkäfer das Ergreifen der in der Nähe hängenden anderen Käfer verhindere. Die nun folgenden Versuche zeigten die Richtigkeit dieser Vorstellung. Es wurde darauf geachtet, daß Mai- und Mistkäfer etwa 50 cm von einem Kartoffelkäfer entfernt hingen. Der Erfolg war, daß jede Nacht alle Käfer mit Ausnahme der Kartoffelkäfer abgefressen wurden.

Durch fortwährende Verringerung des Abstandes zwischen einem Kartoffelkäfer und einem Mist- bzw. Maikäfer wurde schließlich die kritische Entfernung von 7—10 cm gefunden, bei welcher die in der Nähe eines Kartoffelkäfers hängenden anderen Käfer nicht mehr ergriffen wurden. In der genannten Entfernung konnten an jeder beliebigen Stelle (davor, dahinter, darunter, darüber) um einen Kartoffelkäfer andere Käfer gehangen werden und sie blieben stets unberührt. Auch als bei weiteren Versuchen diverse Schwärmer als Beute geboten wurden, änderte dies nichts an dem bereits gefundenen Ergebnis. Alle

innerhalb der genannten Entfernung hängenden Beutetiere blieben unberührt.

Versuchsserie 4. Die vorhergehenden Versuche zeigten die Rolle des Geruchssinnes beim Nahrungserwerb eindeutig auf. Hier sollte deshalb die Leistung des Geruchssinnes untersucht und die Entfernung festgestellt werden, bei der ein Mausohr ein Insekt (hier Mistkäfer) mit Hilfe des Geruchs wahrnimmt, während in Versuchsserie 3 lediglich die Entfernung gemessen wurde, bei der der Geruch eines Kartoffelkäfers noch eine abschreckende Wirkung hatte. Dazu wurde folgende Versuchsanordnung getroffen:

In das Versuchsfeld wurden mehrere Mooshäufchen gesetzt und in die Mitte einiger Häufchen, jedoch von Moos bedeckt, ein abgetöteter Mistkäfer. Es wurden auch immer Kontrollhäufchen ohne Köder gesetzt. Der Durchmesser dieser Häufchen konnte bis auf 24 cm mit folgendem Ergebnis ausgedehnt werden.

Die Mooshäufchen mit Köder waren jeden Morgen zerzaust und der Köder gefressen. Hierbei liefen, wie direkte Beobachtungen ergaben, die Tiere auf dem Boden des Versuchsfeldes schnuppernd umher. Kamen sie an ein Häufchen mit Köder, so flogen sie auf und ließen sich in der Mitte des Häufchens nieder, wo der Köder lag, den sie in der bereits früher geschilderten Form (KOLB 1959) ergriffen.

Hierdurch kommt zum Ausdruck, daß Mausohren auf eine Entfernung von 12 cm einen Mistkäfer mit Hilfe des Geruchssinnes eindeutig zu lokalisieren vermögen.

Versuchsserie 5. Bei den verschiedenen Versuchen konnte beobachtet werden, was zum Teil schon Allgemeingut unseres Wissens über das Verhalten der Fledermäuse ist, daß diese Tiere auf Fluggeräusche von Insekten reagieren. Die anschließend zu schildernden Untersuchungen sollten zeigen, ob Mausohren nur in Hängelage oder auch während des Fluges auf Insekten-Fluggeräusche reagieren. Die Versuchsanordnung war hierfür sehr einfach:

Im Versuchszimmer wurden Maikäfer (*Melolontha* spec.), Totengräber (*Necrophorus* spec.) und Aaskäfer (*Silpha* spec.) losgelassen. Die Käfer flogen immer in Richtung zum einzigen Fenster dieses Raumes. Hierbei wurde die Reaktion auf die von diesen Käfern erzeugten Fluggeräusche beobachtet. Hängende Mausohren drehten ihren Kopf unter lebhafter Bewegung der Ohrmuscheln in Richtung des fliegenden Insektes und verfolgten dieses durch Weiterdrehen des Kopfes. Selten flog ein Tier auf, erreichte den Käfer aber meist erst nach dem Anprallen an das Fenster. Fliegende Mausohren dagegen nahmen sofort Kurs auf das mitunter noch im Auffliegen begriffene Insekt und erhaschten dieses nicht selten während des Fluges zum Fenster.

Die Versuchsreihen ergeben einen ziemlich erschöpfenden Einblick in die Art und Weise der Nahrungssuche und der Nahrungsauswahl beim Mausohr. GRIFFIN konnte feststellen, daß insektenfressende Fledermäuse ihre Ultraschall-Einrichtung nicht nur zum Meiden von festen Hindernissen gebrauchen, sondern auch zur Lokalisierung von fliegenden Insekten. GOULD zeigte ergänzend hierzu, daß fliegende Insekten auf eine Entfernung von etwa 50 cm geortet werden. Da ihre Körpergröße in einem Verhältnis zu der Wellenlänge steht, mit der sie geortet

werden, so gibt er der Vermutung Ausdruck, daß hierdurch ein selektiver Beutefang zustande kommen könnte. SCHALLER und TIMM konnten außerdem nachweisen, daß verschiedene Insekten die Ultraschallaute der Fledermäuse hören und in ihnen eine Gefahr erkennen, da sie entweder aus dessen Bereich zu fliehen versuchen oder sich tot stellen.

Fliegende Insekten werden also mit Hilfe der Ultraschall-Einrichtung oder auf Grund ihrer Fluggeräusche geortet, soweit sie solche verursachen. An erleuchteten Stellen können sie auch mit den Augen fixiert werden. Die Auswahl fliegender Beutetiere erfolgt mit Hilfe des Geruchssinnes, wobei die Möglichkeit besteht, daß diese mitunter auf eine größere Entfernung als 10 cm geschieht, da ein Insekt beim Fluge eine Duftfahne hinter sich herziehen dürfte.

Auf dem Boden befindliche Insekten bzw. Larven werden, wenn sie Lauf- bzw. Eigengeräusche verursachen (KOLB 1959), auf Grund dieser geortet. Fehlen Geräusche, sind die Beutetiere bzw. Larven im Moos u. dgl. verborgen, so werden sie mit Hilfe des Geruchssinnes ausfindig gemacht, wobei zugleich die Nahrungsauswahl getroffen wird. Die Reichweite des Geruchssinnes beträgt beim Mausohr etwa 12 cm; doch dürfte diese Größe sich je nach Beuteobjekt = Geruchsstoff etwas ändern. Somit sind an der Nahrungssuche und Nahrungsauswahl die Ultraschall-Einrichtung = Laut- und Gehörorgan, der Geruchssinn und der Gesichtssinn beteiligt.

Mit der Feststellung, daß die genannten Sinne beim Nahrungserwerb Anwendung finden, ist jedoch noch nichts über die Größe ihres Anteils hierbei ausgesagt. Um dies festzustellen, muß man wissen, in welchem Verhältnis der Nahrungserwerb in der Luft zu dem auf dem Boden steht. Hierüber können die bereits durchgeführten Kotuntersuchungen Aufschluß geben (KOLB 1958). Sie zeigen, daß dieses Verhältnis jahreszeitlich und witterungsbedingt ist und daß es außerdem von gegebenenfalls periodischem Auftreten von Insektenpopulationen beeinfluß wird, wobei ich lediglich auf das alle vier Jahre sich wiederholende „Maikäferjahr" hinweisen möchte. Nehmen wir ein Normaljahr ohne ein Massenauftreten von Beuteinsekten, so zeigt die Kotanalyse, daß mindestens 50% der Beutetiere aus nicht flugfähigen oder beschränkt flugfähigen Insekten besteht. Somit wird höchstens die Hälfte der Nahrung in der Luft mit Hilfe der Ultraschall-Einrichtung erbeutet, während der übrige Teil auf dem Boden entweder mit Hilfe des Gehör- oder des Geruchssinnes erhascht wird. Der Gesichtssinn dagegen dürfte bei der Nahrungssuche eine verschwindend kleine Rolle spielen, da die Mausohren einerseits sehr spät ausfliegen, andererseits, wie wiederum aus der Kotanalyse hervorgeht, vorwiegend in Waldgegenden jagen, wo es ohnehin dunkler ist. Nur in Ausnahmefällen dürften auch die Augen zur Lokalisierung der Beute herangezogen werden.

2. Spätfliegende Fledermaus (*Eptesicus serotinus* Schreb.)

Bei den Versuchen mit dieser Art wurden dieselben Versuchsanordnungen benutzt wie bei den Mausohren.

Als Versuchstiere dienten zwei Weibchen, die am 15. Mai 1959 eingebracht wurden. Der Versuchsschrank wurde während des Tages auf 27° geheizt, bei Nacht wurde die Heizung abgeschaltet, um auch temperaturmäßig möglichst natürliche Verhältnisse zu schaffen. Bereits in der ersten Nacht fraßen die Fledermäuse die in den Versuchsschrank gesetzten Maikäfer, Mistkäfer und Mehlwürmer. Anfangs wurden allgemeine Beobachtungen gemacht, die bereits erkennen ließen, daß sich *Eptesicus serotinus* ähnlich verhalten dürfte wie *Myotis myotis*. Man konnte sehen, daß sie auf Geräusche reagieren. Besonders das Fraßgeräusch des einen Tieres rief das andere, das mitunter noch im Kasten hing oder sich an irgendeiner anderen Stelle im Schrank befand, sofort auf den Plan. Das fressende Tier war jedoch über das Hinzukommen des anderen durchaus nicht erfreut, sondern suchte dieses durch Bisse zu vertreiben, was jedoch nie gelang. Es wurden Versuche mit der Zielflugvorrichtung gemacht, wobei in jedes Quadrat ein toter Mistkäfer gelegt wurde. Es zeigte sich, daß auf ein Rascheln jedes Quadrat der Zielflugvorrichtung mit Sicherheit angeflogen oder angelaufen wird. Besonders eindrucksvoll und bezeichnend für die genaue Ortung des Geräusches war folgender Versuch.

In sämtliche Quadrate der Zielflugvorrichtung wurden tote Mistkäfer gelegt und in einem, am Außenrand gelegenen Quadrat geraschelt. Ein Tier lief jeweils sofort herbei, ergriff und fraß den Käfer, wobei es die inneren Quadrate und die dort deponierten Käfer überschritt.

Dieser Versuch zeigt außer der Fähigkeit des genauen Ortens, daß der Geruchssinn ausgeschaltet war bzw. das Tier nicht auf ihn achtete, als es über die in den vorderen Quadraten liegenden Käfer hinweglief.

Bei allen Versuchen hat es sich gezeigt, daß *Eptesicus serotinus* mit *Myotis myotis* vollkommen übereinstimmt, was die Ortung der Beutetiere in der Luft und auf dem Boden, die Auswahl der Beute mit Hilfe des Geruchs und die Art und Weise betrifft, wie sie ihre Beute ergreift und frißt. Lediglich die Geruchsleistungen scheinen nicht ganz so gut zu sein, wie beim Mausohr. Was sie jedoch deutlich vom Mausohr unterscheidet, das ist die viel geringere Vehemenz und Beweglichkeit, die es beim Suchen und Ergreifen von Beute an den Tag legt. Während das Mausohr hierbei schnell, ungestüm und mit viel Vehemenz vorgeht, geht die spätfliegende Fledermaus hierbei langsam, vorsichtig und gelassen zu Werk. Sie hat ein viel geringeres Nahrungsbedürfnis als das Mausohr. Die Gewöhnung an örtliche Verhältnisse ist außerordentlich stark. Ist sie an eine Futterstelle gewöhnt, so dauert es manchmal Tage, bis sie eine andere annimmt. Diese Schwerfälligkeit hat sich mitunter jedoch recht günstig auf die Versuchsergebnisse ausgewirkt, da die einzelnen Phasen des Verhaltens hier viel leichter zu beobachten waren als beim Mausohr. Eine Reihe von Erkenntnissen, die bei dieser Art zuerst gewonnen wurden, habe ich beim Mausohr nachgeprüft und auch dort beschrieben, obwohl sie eigentlich hierher gehörten.

3. Frühfliegende Fledermaus (*Nyctalus noctula* Schreb.)

Als weitere Art wurde *Nyctalus noctula* untersucht. In ihrem Verhalten unterscheidet sie sich wesentlich von den beiden vorher genannten Arten. Sie reagiert nicht auf Laufgeräusche eines Käfers oder auf künstlich hervorgerufene Geräusche durch Fliegen oder Laufen an die Stelle des Geräusches, sondern lediglich mit einem Zucken der Ohren. Dagegen beachtet auch diese Art Fluggeräusche von Insekten oder fliegt ihnen nach, wenn mitunter auch zögernd.

Die Versuche zeigten, daß ihr die Nahrungssuche auf dem Boden nicht besonders vertraut ist. Nur wenn die Fledermaus mit einem herumkrabblenden Käfer direkt zusammenstieß, ergriff sie diesen in derselben Art wie das Mausohr und verzehrte ihn an Ort und Stelle. Maikäfer und Mehlwürmer zog sie Mistkäfern vor, Kartoffelkäfer blieben stets unberührt, ein Zeichen, daß sie ebenfalls mit Hilfe des Geruchssinnes die Nahrung auswählt. Während sich die frühfliegende Fledermaus auf dem Boden nicht so behend bewegt wie das Mausohr, ist sie diesem im Klettern überlegen. Bei Versuchen hing sich *Nyctalus noctula* an einem gerillten Brett des Versuchsschrankes auf. Lief am Boden ein Käfer vorbei, so kletterte sie schnell herab und ergriff ihn. Als es dunkler wurde, unterließ sie dies. Nur wenn ein vorbeilaufender Käfer mit einer Taschenlampe beleuchtet wurde, kletterte das Tier auch herab und erfaßte ihn, blieb er unbeleuchtet, so konnte er ungehindert vorbeilaufen, was bei den auf Laufgeräusche reagierenden Arten eine Unmöglichkeit wäre. Dies zeigt ganz deutlich, daß der Gesichtssinn bei *Nyctalus noctula* eine viel größere Rolle spielt als bei den beiden vorher beschriebenen Arten. So dürfte ihr früher Ausflug, noch am hellen Abend, darin seine Begründung finden, daß sie sich beim Beutefang auch weitgehendst der Augen bedient. Es stimmt dies mit einer Freilandbeobachtung überein, wo ich an einem schönen Maiabend, als gerade die Sonne im Sinken begriffen war, eine einen Maikäfer jagende *Nyctalus* beobachten konnte. In etwa 25 m Höhe stieß sie auf einen Maikäfer, ohne ihn jedoch zu erhaschen. Im großen Bogen flog sie einen neuen Angriff, wobei sie von einer Entfernung von etwa 10 m direkten Kurs auf den nun tiefer fliegenden Maikäfer nahm, den sie aus dieser Entfernung nur sehen, nicht aber mit Hilfe der Ultraschall-Einrichtung orten konnte. Auch dieser Anflug und noch einige mehr führten aber nicht zum Ziel und so wurde der Maikäfer von der Fledermaus etwa $1^1/_2$ m vor mir auf die Straße gestoßen.

Die Geruchsleistungen zeigen, daß der Frühfliegenden Fledermaus die Nahrungssuche auf dem Boden nicht gänzlich fremd ist, wenn sich diese bei ihr wohl auch nur auf die Zeiten mit ausgesprochenem Nahrungsmangel beschränken dürfte. Im Versuch mit Mooshäufchen ergab sich, daß sie in der Lage ist, einen versteckten Köder auf eine Entfernung von etwa 7 cm mit Hilfe des Geruchs genau zu orten und aus dem Moos auszugraben.

So kann festgestellt werden, daß *Nyctalus noctula* fliegende Insekten entweder mit der Ultraschall-Einrichtung ortet oder lediglich mit dem Gehör bei vorhandenen Fluggeräuschen oder auch mit dem Gesichtssinn feststellt. Auf dem Boden befindliche Insekten werden entweder mit Hilfe der Geruchs- oder des Gesichtssinnes festgestellt. Eine Nahrungsauswahl wird in allen Fällen mit dem Geruchssinn getroffen. Im Gegensatz zu *Myotis myotis* und *Eptesicus serotinus* reagiert *Nyctalus noctula* nicht auf Laufgeräusche von Insekten, während der Gesichtssinn eine bedeutend größere Rolle spielt als dort.

4. Langohrige Fledermaus (*Plecotus auritus* L.)

Die am 8. September 1958 eingebrachten Tiere, ein Männchen und ein Weibchen, nehmen bereits am zweiten Tag Mehlwürmer und tote Fliegen vom Boden auf. Sie fliegen im Versuchsschrank sehr viel hin und her, wobei sie ausgezeichnet zu rütteln verstehen. Auf dem Boden laufen sie schnell und behende, was zeigt, daß ihnen dies nicht unbekannt ist.

Die ersten Versuche hatten wiederum die Aufgabe zu erforschen, welchen Anteil das Gehör beim Suchen auf dem Boden nimmt. Doch führte das Rascheln im Laub zu keinem Ergebnis. Auch ein Litzendraht, der an einem Blatt gedreht wurde, wodurch ein ganz zartes Geräusch entstand, blieb völlig unbeachtet. Doch fand z. B. das Summen einer Fliege einigermaßen Beachtung. Auch das Laufgeräusch von Mehlwürmern lenkte die Aufmerksamkeit der Tiere auf sich, was aus folgendem Versuch hervorgeht.

Auf den Boden des Versuchsschrankes wurden in einiger Entfernung voneinander Petrischalen gestellt. Die eine wurde mit toten Eulen, die andere mit lebenden Mehlwürmern, die dritte mit zerschnittenen Mehlwürmern belegt. Der Erfolg war, daß die Tiere während der Nacht regelmäßig die Schale mit den toten Eulen leerfraßen und ganz oder teilweise auch die mit den lebenden Mehlwürmern, während die toten bzw. zerschnittenen Mehlwürmer entweder unberührt blieben oder nur teilweise gefressen wurden. Der oft wiederholte Versuch zeigte nicht nur, daß die Laufgeräusche der Mehlwürmer von den Langohren beachtet wurden, sondern zugleich, daß der Geruchssinn bei der Nahrungssuche eine große Rolle spielt, da die deponierten toten Eulen immer gefunden und gefressen wurden. Da außerdem bemerkt wurde, daß die Tiere beim Laufen auf dem Boden eifrig schnuppern, so dienten die weiteren Versuche hauptsächlich der Erforschung der Leistungen des Geruchssinnes bei der Nahrungssuche und Nahrungsauswahl.

Versuch 1. Es wurden einige Eulen an Zwirnsfäden gebunden und aufgehangen, andere abgetötet und auf einen dürren Ast gelegt, eine Eule am Boden unter einer Baumrinde versteckt, einige aber ließ ich frei im Versuchsschrank fliegen.

Der Erfolg war, daß während der Nacht sämtliche Eulen gefunden und gefressen wurden.

Versuch 2. Zwei Wattebauschen wurden mit zerquetschten Eulen bestrichen und an einem Zwirnsfaden aufgehangen. Ein Wattebausch blieb unbehandelt und diente zur Kontrolle. Auch einige Eulen wurden in derselben Weise aufgehangen, davon auch eine mit Watte umwickelt.

Am nächsten Morgen waren sämtliche Eulen gefressen und die Wattebauschen zerzaust mit Ausnahme des Kontrollbausches, der unberührt blieb. Die beiden Versuche zeigen, daß die Langohren in der Lage waren, die Nahrung — oder Teile von ihr — sowohl in der Luft als auch verdeckt auf dem Boden ausfindig zu machen. Daß hierbei der Geruchssinn eine wesentliche Rolle spielen muß, davon zeugen die zerzausten Wattebauschen.

Die nächsten Versuche sollten Aufschluß geben, auf welche Entfernung die Beute gerochen wird, wobei durch direkte Beobachtung das Verhalten der Tiere hierbei erforscht werden sollte.

Versuch 3. Es wurden Eulen, Trichopteren und Fliegen als Köder verwandt. Sie wurden abgetötet und zum Teil aufgehangen, zum Teil auf den Boden oder auf den bereits genannten Ast gelegt. Abends wurden die Tiere beobachtet.

Kaum waren sie aus dem Kasten, da ergriff schon ein Tier im direkten Flug eine Eule, riß sie vom Faden und flog an den Kasten zurück, wo es die Eule verspeiste. Ähnlich machte es das andere Tier. Anders verhielt sich ein Tier bei einer aufgehangenen Fliege. Es rüttelte dort in einer Entfernung von 5 cm etwa 1 min, um dann plötzlich vorzustoßen und mit der Fliege abzufliegen. Ebenso rüttelten mitunter die Tiere, wenn auch nur ganz kurz, bei der Abnahme von Nahrung am Ast. Auch auf dem Boden ließen sie sich anfangs nach kurzem Rütteln nieder, schnupperten etwas, flogen wieder auf, ließen sich unter Rütteln wieder nieder, und so fort, bis sie Nahrung fanden. Diese ergriffen sie mit Vehemenz und verzehrten sie entweder an Ort und Stelle oder flogen mit ihr zum Kasten zurück. Erst nach einiger Zeit begannen sie auf dem Boden zu laufen und zu suchen. Es war gut zu beobachten, wie sie schnuppernd auf dem Boden herumliefen, wobei sie mit dem Kopf wippend und ihn zugleich hin- und herbewegend nach Nahrung suchten.

Dieser Versuch zeigt deutlich, daß *Plecotus* sowohl auf dem Boden als auch in der Luft die Nahrung mit Hilfe der Geruchsorgane auswählt. Kann ein Objekt nicht sofort geruchlich identifiziert werden, so wird in einer Entfernung von etwa 5 cm gerüttelt, bis die Diagnose eindeutig ist.

Versuch 4. Ein weiterer Versuch sollte zeigen, wie sich die Tiere bei schwierig zu erreichender Beute verhalten und aus welcher Entfernung sie gern gefressene Beute riechen. Folgende Versuchsanordnung wurde getroffen:

Auf dem Boden des Versuchsschrankes wurden drei Mooshäufchen gemacht, unter die tote Eulen gelegt wurden, ein Mooshäufchen blieb ohne Köder. Außerdem wurde eine Eule unter ein Stück Borke gelegt und eine weitere unter einen Stein, der seitlich einen Spalt freiließ. Dann wurde in das Moos des Versuchsschrankes eine weithalsige Flasche mit den Ausmaßen 20×7 cm gelegt, auf deren Boden sich zwei tote Eulen befanden. Die Langohren verhielten sich beim Ausflug wie vorher geschildert. Als sie im Flug keine Nahrung fanden, suchten sie auf dem Boden. Dabei setzte sich ein Tier zwischen ein Mooshäufchen mit Köder und dem genannten, ebenfalls mit einem Köder versehenen Stein. Offenbar roch es beide Köder zugleich und wußte nicht recht, wo es sich hinwenden sollte. So drehte es sich schnuppernd im Kreis herum und lief schließlich zu dem Stein, der auf einer Seite eine Spalte freiließ, die Eule aber vollkommen bedeckte. Das Tier schob den seitlich gedrehten Kopf ganz am Boden in die Spalte bis zur Eule vor. Da diese aber zum Teil vom Stein beschwert war, so konnte es den ganzen Köder nicht erfassen, sondern rupfte so viel von ihm ab, als eben der Stein freigab. Besonders interessant war auch das Verhalten der Tiere, wenn sie sich einem Köder näherten. Bei einer Entfernung von 15—20 cm nahmen sie Richtung auf den Köder. Am Verhalten konnte man erkennen, daß sie vom Köder „Wind" bekommen hatten. Je näher sie nun dem Köder kamen, um so deutlicher wurden die Reaktionen. War es am Anfang nur ein ungefähres Richtungnehmen mit den üblichen wippenden und seitlichen Bewegungen des Kopfes, so wurde beim Näherkommen die Richtung geradlinig, die schnuppernden und seitlichen Bewegungen des Kopfes hörten auf, der Kopf wurde in die direkte Richtung des Köders gehalten und etwas höher getragen. Der Lauf wurde immer schneller, bis der Köder

erreicht war, der in schnellem Zugriff erfaßt und mitunter im Uropatagium mundgerecht gedreht wurde.

Die Ähnlichkeit im Verhalten mit einem Vorstehhund bei der Hühnerjagd war unverkennbar. Auch in die Flasche kroch ein Tier und fraß die Eulen, ebenso schlüpfte eines unter das Borkenstück.

Versuch 5. In diesem Versuch wurde die Fähigkeit der Nahrungsauswahl in der Luft mit Hilfe des Geruchssinnes untersucht und hierzu folgende Versuchsanordnung getroffen:

Im Versuchszimmer wurden Spanner und Eulen mit Zwirnsfäden an der Decke aufgehangen. An einem Zwirnsfaden wurden außer zwei Eulen mit einem Abstand von 12 cm voneinander auch noch ein Mistkäfer mit einem Abstand von 20 cm von diesen gebunden (Mistkäfer werden von *Plecotus* gemieden!).

Das Ergebnis war, daß alle Köder mit Ausnahme derer, wo auch der Mistkäfer aufgeknüpft worden war, während der Nacht aufgefressen wurden. An diesem Ergebnis änderte sich auch nichts, als die Aufhängestelle gewechselt wurde, wodurch eindeutig die Nahrungsauswahl in der Luft mit Hilfe des Geruchssinnes bewiesen wird.

Bei einigen Versuchen konnte beobachtet werden, daß *Plecotus* verschiedentlich Mooshäufchen und dunkle Flecken am Boden des Versuchsschrankes auf größere Entfernung anlief und sich erst unmittelbar vor ihnen wieder abwandte. Daß die Wahrnehmung der genannten Objekte mit Hilfe der Augen geschah, bedarf wohl keines weiteren Beweises. Ein letzter Versuch sollte zeigen, daß das Langohr auch bei völliger Dunkelheit seine Nahrung zu finden in der Lage ist.

Versuch 6. Sämtliche Fenster des Raumes wurden mit dicken Decken verhangen und wiederum Eulen und Spanner in Mooshäufchen, unter Borke und Steinen versteckt.

Das Ergebnis am nächsten Morgen unterschied sich in keiner Weise von den früheren. Es war auch nichts anderes zu erwarten, da ja auch bei früheren Versuchen unter Mooshäufchen oder unter Borke und Steinen versteckte Insekten nicht sichtbar waren. Da aber auch ein köderloses Mooshäufchen nicht zerstört war, so läßt sich aus diesem Verssuch der Schluß ziehen, daß die Augen nur gelegentlich zur Anwendung kommen, das Tier völlig unabhängig von ihnen und imstande ist, sowohl die Ortung als auch die Nahrungsauswahl mit Hilfe des Geruchssinnes allein auszuführen.

Die Versuche zeigen, daß bei *Plecotus auritus* der Geruchssinn neben der Ultraschall-Einrichtung die Hauptrolle spielt. Die Reaktion auf Geräusche und der Anteil der Augen bei der Suche nach nichtfliegender Beute ist verschwindend klein, weshalb hierfür der Geruchssinn nahezu allein zuständig ist. Wir finden diesen daher sehr gut ausgebildet. Von der Feinheit dieses Sinnes zeigt die Tatsache, daß diese Art selbst abgestreifte Schuppen von Nachtfaltern riecht. Die Entfernung, bei der Beutetiere gerochen werden, beträgt etwa 20 cm. Bezüglich der Nahrungsauswahl in der Luft und auf dem Boden unterscheidet sich *Plecotus* nicht von den anderen Arten, auch sie führt dies mit Hilfe des Geruchssinnes durch.

5. Rauhhäutige Fledermaus (*Pipistrellus nathusii* KEYS. et BLAS)

Drei Tiere dieser Art wurden hinter den Jalousien des Nachbarhauses gefunden. Bereits nach den ersten orientierenden Versuchen

zeigte es sich, daß die rauhhäutige Fledermaus mit dem Langohr, was das Verhalten beim Nahrungserwerb betrifft, weitgehendst übereinstimmt. Obwohl diese Art sich weniger gut zum Experimentieren eignete, stellte sich doch ein Unterschied gegenüber dem Langohr deutlich heraus.

Wie bei allen anderen Arten, so wurde auch diese Art auf die Reaktion von Insektenlaufgeräuschen untersucht. Zur größten Überraschung reagierten die Tiere ausgesprochen negativ darauf. Liefen sie auf dem Boden herum und es entstand z. B. im Laub ein Geräusch, künstlich oder von Insekten hervorgerufen, so duckten sie sich und blieben eine Zeitlang völlig bewegungslos liegen. Auch auf ein öfteres Wiederholen des Raschelns reagierten sie in derselben Weise. Ein Geräusch bedeutete für sie eine Gefahr.

Den Rüttelflug führten sie ebenfalls meisterhaft aus, was ich auch im Freien beobachten konnte. Es dürfte sich höchstwahrscheinlich sogar um dieselben Tiere gehandelt haben, die ich einige Wochen vorher eines Abends im Schein einer Lampe auf eine Entfernung von 1,50 m an einem Pfirsichbaum unseres Gartens rütteln und Nahrung abnehmen sah.

So kann man feststellen, daß sich *Pipistrellus nathusii* in bezug auf Nahrungssuche genauso verhält wie *Plecotus auritus*. Lediglich Geräuschen gegenüber verhält sich diese Art anders und sieht in ihnen eine Gefahr.

6. Nahrungserwerb und Beutetiere

Überblicken wir die verschiedenen Arten in bezug auf ihr Verhalten beim Nahrungserwerb, so können wir bis jetzt drei Typen unterscheiden:

a) *Myotis*-Typ. Im Dienste des Nahrungserwerbs stehen in erster Linie die Ultraschall-Einrichtung, der Gehörssinn allein und der Geruchssinn, während der Gesichtssinn nur eine geringere Rolle spielt. Zu diesem Typ ist *Myotis myotis* und *Eptesicus serotinus* zu zählen.

b) *Nyctalus*-Typ. Ultraschall-Einrichtung und Geruchssinn fungieren wie beim *Myotis*-Typ, nicht jedoch der Gehörssinn allein; wir vermissen die Eigenheit, Laufgeräusche von Insekten zu orten. Dagegen spielt der Gesichtssinn eine bedeutend größere Rolle als beim *Myotis*-Typ. Hierher gehört *Nyctalus noctula*.

c) *Plecotus*-Typ. Hier spielen die Ultraschall-Einrichtung und der sehr gut entwickelte Geruchssinn die Hauptrolle, während der Gehörssinn allein und der Gesichtssinn nur geringen oder gar keinen Anteil haben. Zu diesem Typ zählen die beiden Arten *Plecotus auritus* und *Pipistrellus nathusii*.

Vergleicht man die Beutetiere dieser Arten, so ergibt sich eine eigenartige Parallele. Vom *Myotis*-Typ werden hauptsächlich große Käfer gefressen, die zum Teil flugunfähig sind (KOLB 1958) und Laufgeräusche verursachen, weshalb bei ihm die Ortung mit dem Gehör eine wichtige Rolle spielt. Bei den beiden anderen Typen, deren Beutetiere allerdings bis jetzt sehr lückenhaft bekannt sind, treten flugunfähige Insekten und ebenso Laufgeräusche kaum auf, was sich auch in ihrem Verhalten widerspiegelt. Was jedoch bei allen drei Typen gemeinsam ist, wenn es auch auf den ersten Blick sehr überraschend sein mag, das ist die Eigenheit und Fähigkeit mit Hilfe des Geruchssinnes sitzende und sogar verborgene Insekten ausfindig zu machen. Es ist dies für die Fledermäuse eine unbedingte Lebensnotwendigkeit. Besonders im zeitigen Frühjahr, wenn sie ohne Reservestoffe aus dem Winterschlaf kommen und mitunter bei einer größeren Zahl hintereinanderliegender kalter Nächte keine fliegenden Insekten antreffen, sind sie gezwungen, nach sitzenden und zum Teil verborgenen Beutetieren zu suchen. Daß sie das auch tun, das zeigt uns wiederum eine über das ganze Jahr sich erstreckende, allwöchentlich durchgeführte Kotanalyse, die uns bezeugt, daß bis zum Monat Mai die Nahrung bei *Myotis myotis* fast ausschließlich aus nicht flugfähigen Carabiden bzw. deren Larven besteht. Aber auch während der übrigen Zeit des Jahres schlägt das Pendel der Nahrungszusammensetzung immer wieder in Richtung der vom Boden aufgenommenen Beutetiere aus. Es ist somit den Mausohren und wahrscheinlich auch anderen Arten die Möglichkeit gegeben, einen Engpaß im Angebot von fliegender Nahrung auf die beschriebene Art und Weise einigermaßen auszugleichen. Je größer aber die Fähigkeit einer Art ist, den Verhältnissen mit vollem Einsatz des entsprechenden Sinnes Rechnung zu tragen, um so unabhängiger dürfte diese von einem bestimmten Nahrungsangebot sein und um so größer ihre Verbreitung. Die große Elastizität, mit der z. B. das Mausohr beim Nahrungserwerb seine Sinne einsetzt, und die enorme Vitalität, die es an den Tag legt, dürften die wesentlichsten Gründe sein, warum diese Art die weitverbreitetste einheimische Fledermaus ist.

Im größeren biologischen Rahmen betrachtet, sind die verschiedenen Verhaltensweisen beim Nahrungserwerb somit nicht so sehr Varianten, sondern Verhaltensweisen, die in Korrelation zu den Verhaltensweisen und Eigenschaften der Beutetiere stehen.

Wenn auch erst ein Teil der Arten auf die Art und Weise des Nahrungserwerbs untersucht ist — ich bin jedoch bestrebt die Lücke zu schließen — so dürften doch die Haupttypen erfaßt sein und die übrigen sich unter diese einordnen lassen.

Zusammenfassung

Bei der Betrachtung aller untersuchten fünf Arten: *Myotis myotis*, *Eptesicus serotinus*, *Nyctalus noctula*, *Plecotus auritus* und *Pipistrellus nathusii* kann man folgende Feststellung treffen:

1. Bei der Nahrungssuche bedienen sich diese Arten neben der Ultraschall-Einrichtung, womit fliegende Insekten geortet werden, auch des Gehörs-, des Gesichts- und des Geruchssinnes.

a) Mit dem Gehörssinn werden von *Myotis myotis*, *Eptesicus serotinus* und in verschwindend kleinem Umfang auch von *Plecotus auritus* entweder geräuschvoll fliegende oder auf dem Boden mit Geräusch krabbelnde Insekten geortet und zielsicher angeflogen oder angelaufen.

b) Mit dem Gesichtssinn vermögen alle Arten, insbesondere jedoch *Nyctalus noctula*, bei entsprechender Helligkeit sich bewegende Beutetiere zu fixieren.

c) Mit dem Geruchssinn werden von allen Arten nichtfliegende Insekten, die auf Bäumen oder auf dem Boden sitzen oder unter Laub, Moos u. dgl. verborgen sind, ausfindig gemacht. Hierbei beträgt die größte bis jetzt gemessene Riechweite bei *Plecotus auritus* etwa 20 cm.

2. Die Nahrungsauswahl wird von allen Arten einzig und allein mit Hilfe des Geruchssinnes durchgeführt. Fliegende und meist auch auf Bäumen sitzende Insekten werden im Fluge ausgewählt, auf dem Boden sich befindende dagegen beim Laufen. Wird die Nahrung auch mit dem Geruchssinn ausfindig gemacht, so wird hierbei zugleich die Nahrungsauswahl getroffen.

Daraus ergibt sich, daß der Geruchssinn neben der Ultraschall-Einrichtung der wichtigste Sinn bei den genannten Arten ist. Beim Nahrungserwerb spielt er mitunter sogar eine größere Rolle als die Ultraschall-Einrichtung. Der Gesichtssinn dagegen hat lediglich bei *Nyctalus noctula* einen größeren Anteil an der Nahrungssuche, während er bei den übrigen Arten hierbei eine verschwindend geringe Rolle spielt.

Literatur

Eisentraut, M.: Dressurversuche zur Feststellung eines optischen Orientierungsvermögens der Fledermäuse. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg 1950.

Griffin, D. R.: Bats sounds under natural conditions with evidence for echolocation of insect prey. J. exp. Zool. **123**, 435—466 (1953).

— The sensitivity for echolocation in bats. Biol. Bull. **114**, 10—22 (1958).

Gould, E.: The feeding efficiency of insectivorous bats. J. Mammal. **11**, 399—407 (1955).

Kolb, A.: Nahrung und Nahrungsaufnahme bei Fledermäusen. Z. Säugetierk. **23**, 83—94 (1958).

— Über die Nahrungsaufnahme einheimischer Fledermäuse vom Boden. Verh. der Dtsch. Zool. Ges. Frankfrt a. M. 1958.

— Ein Registrierapparat für Fledermäuse und einige biologische Ergebnisse. Zool. Anz. **163**, 134—141 (1959).

Kolmer, W.: Über die Augen der Fledermäuse. Verh. zool.-bot. Ges. Wien **74/75**, 29—31 (1926).

Schaller, F., u. C. Timm: Schallreaktionen bei Nachtfaltern. Experientia (Basel) **5**, 4 (1949).

Prof. Dr. Anton Kolb, Biologisches Institut der Phil. Theol. Hochschule, Bamberg, Jesuitenstr. 2.

Aufnahmebedingungen

I. Sachliche Anforderungen

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und ohne inhaltliche Wiederholung geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. von jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden. Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Knappe, klare Figurenunterschriften erübrigen nochmalige Beschreibung im Text; sie sind auf einem gesonderten Blatt dem Manuskript beizufügen. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle und Kurve. *Farbige* Bilder können nur in Ausnahmefällen Aufnahme finden. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

Die *Beschriftung* der Abbildungen mit Buchstaben und/oder Ziffern erfolgt durch den Verlag. Die Hinweise hierfür sollen keinesfalls in der Abbildung selbst, sondern auf einem darüberliegenden, transparenten Deckblatt angegeben werden. Dort sind auch Abstriche oder gewünschte Bildausschnitte zu bezeichnen. Hinweispfeile oder -linien sind ebenfalls auf dem Deckblatt anzubringen, wobei die Endpunkte durch Einstich mit einer feinen Nadel auf der darunterliegenden Originalvorlage fixiert werden sollen. Es empfiehlt sich ferner, auf dem Deckblatt wichtige Abbildungspartien zu kennzeichnen, damit die Kunstanstalt bei der Ätzung ihr besonderes Augenmerk darauf richten kann.

7. Literaturangaben, die nur im Text berücksichtigte Arbeiten enthalten dürfen, erfolgen mit vollständigem Titel der Arbeit, Zeitschriftentitel (in der Abkürzung nach den World Medical Periodicals), Band-, Seiten- und Jahreszahl. Die Literaturangaben sind am Schluß der Arbeit nach den Autorennamen *alphabetisch* anzuordnen und nicht zu numerieren. Werden mehrere Arbeiten des gleichen Autors zitiert, so ist an der betreffenden Stelle im Text eine in Klammer gesetzte 1, 2 bzw. 3 hinter dem Autorennamen einzufügen. Im Literaturverzeichnis steht diese Zahl, ebenfalls in Klammern gesetzt, vor der betreffenden Arbeit. Bücher müssen mit vollem Titel, Auflage, Ort, Verlag und Jahr zitiert werden.

8. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

9. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen, um sie kürzer erscheinen zu lassen, ist unzulässig.

10. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

11. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten, mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt, und geleitet hat oder wem die Mittel verdankt werden. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

Gould, E.: The feeding efficiency of insectivorous bats. J. Mammal. **11**, 399—407 (1955).
Kolb, A.: Nahrung und Nahrungsaufnahme bei Fledermäusen. Z. Säugetierk. **23**, 83—94 (1958).
— Über die Nahrungsaufnahme einheimischer Fledermäuse vom Boden. Verh. der Dtsch. Zool. Ges. Frankfrt a. M. 1958.
— Ein Registrierapparat für Fledermäuse und einige biologische Ergebnisse. Zool. Anz. **163**, 134—141 (1959).
Kolmer, W.: Über die Augen der Fledermäuse. Verh. zool.-bot. Ges. Wien **74/75**, 29—31 (1926).
Schaller, F., u. C. Timm: Schallreaktionen bei Nachtfaltern. Experientia (Basel) **5**, 4 (1949).

Prof. Dr. Anton Kolb, Biologisches Institut der Phil. Theol. Hochschule, Bamberg, Jesuitenstr. 2.

Aufnahmebedingungen

I. Sachliche Anforderungen

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und ohne inhaltliche Wiederholung geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. von jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden. Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Knappe, klare Figurenunterschriften erübrigen nochmalige Beschreibung im Text; sie sind auf einem gesonderten Blatt dem Manuskript beizufügen. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle und Kurve. *Farbige* Bilder können nur in Ausnahmefällen Aufnahme finden. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

Die *Beschriftung* der Abbildungen mit Buchstaben und/oder Ziffern erfolgt durch den Verlag. Die Hinweise hierfür sollen keinesfalls in der Abbildung selbst, sondern auf einem darüberliegenden, transparenten Deckblatt angegeben werden. Dort sind auch Abstriche oder gewünschte Bildausschnitte zu bezeichnen. Hinweispfeile oder -linien sind ebenfalls auf dem Deckblatt anzubringen, wobei die Endpunkte durch Einstich mit einer feinen Nadel auf der darunterliegenden Originalvorlage fixiert werden sollen. Es empfiehlt sich ferner, auf dem Deckblatt wichtige Abbildungspartien zu kennzeichnen, damit die Kunstanstalt bei der Ätzung ihr besonderes Augenmerk darauf richten kann.

7. Literaturangaben, die nur im Text berücksichtigte Arbeiten enthalten dürfen, erfolgen mit vollständigem Titel der Arbeit, Zeitschriftentitel (in der Abkürzung nach den World Medical Periodicals), Band-, Seiten- und Jahreszahl. Die Literaturangaben sind am Schluß der Arbeit nach den Autorennamen *alphabetisch* anzuordnen und nicht zu numerieren. Werden mehrere Arbeiten des gleichen Autors zitiert, so ist an der betreffenden Stelle im Text eine in Klammer gesetzte 1, 2 bzw. 3 hinter dem Autorennamen einzufügen. Im Literaturverzeichnis steht diese Zahl, ebenfalls in Klammern gesetzt, vor der betreffenden Arbeit. Bücher müssen mit vollem Titel, Auflage, Ort, Verlag und Jahr zitiert werden.

8. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

9. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen, um sie kürzer erscheinen zu lassen, ist unzulässig.

10. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

11. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten, mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt, und geleitet hat oder wem die Mittel verdankt werden. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

Seit Januar 1961 erscheint:

KYBERNETIK

Zeitschrift für Nachrichtenübertragung, Nachrichtenverarbeitung, Steuerung und Regelung im Organismus und in Automaten

A Journal Dealing with the Transmission and Processing of Information as well as with Control Processes in Both Organisms and Automata

Herausgegeben von / Edited by

H. B. Barlow, Cambridge/England · M. Halle, Cambridge/Mass. · B. Hassenstein, Freiburg i. Br. · W. D. Keidel, Erlangen · I. Kohler, Innsbruck · K. Küpfmüller, Darmstadt · H. Mittelstaedt, Seewiesen/Obb. · W. Reichardt, Tübingen · W. A. Rosenblith, Cambridge/Mass. · J. F. Schouten, Eindhoven · M. Schützenberger, Poitiers · K. Steinbuch, Karlsruhe · N. Wiener, Cambridge/Mass.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung rascher Veröffentlichung nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos in einzeln berechneten Heften und enthält Beiträge in englischer und deutscher Sprache. Maximal-Preis für 1961: DM 80,—

Band 1 / Heft 1

Mit 72 Abbildungen. 56 Seiten (davon 9 Seiten in englischer Sprache). DIN A 4. 1961.
DM 12,80

INHALTSVERZEICHNIS

Über die Nachrichtenverarbeitung in der Nervenzelle. Von K. Küpfmüller und F. Jenik · Die Lichtreaktionen von Phycomyces. Von W. Reichardt · Schwingungsanalyse der vestibulär, optokinetisch und durch elektrische Reizung ausgelösten Augenbewegungen beim Menschen. 1. Mitt.: Stetige Augenbewegungen: Frequenzgänge und Ortskurven. Von D. Trincker, J. Sieber und J. Bartual · Der sogenannte „innere" Regelkreis der Willkürbewegung. Von G. Vossius · Über die Erkennungszeit beim Lesen. Von F. Wenzel · Die Lernmatrix. Von K. Steinbuch · Letter constraints within words in printed English. By D. H. Carson · Pawlow und sein Hund. Ein Demonstrationsmodell für den „bedingten Reflex". Von I. Kohler.

SPRINGER-VERLAG · BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A G., Würzburg
Printed in Germany